

Série A, n° 1685

N° d'ordre : 2551

THÈSES

PRÉSENTÉES

A LA FACULTÉ DES SCIENCES
DE L'UNIVERSITÉ DE PARIS

POUR OBTENIR

le grade de docteur ès sciences naturelles

PAR

LOUISE NOUVEL-VAN RYSSELBERGE

Docteur en Sciences naturelles de l'Université de Bruxelles

PREMIÈRE THÈSE

Contribution à l'étude de la Mue,
de la Croissance et de la Régénération
chez les Crustacés *Natantia*

DEUXIÈME THÈSE

Proposition donnée par la Faculté

Soutenues le

22 DEC 1936
devant la Commission d'examen

MM. CH. PÉREZ *Président.*

R. LÉVY

M. PRENANT

} *Examineurs.*

BRUXELLES

IMPRIMERIE FORTON

20, Rue Victor Greyson

1936

Série A, n° 1685

N° d'ordre : 2551

THÈSES

PRÉSENTÉES

A LA FACULTÉ DES SCIENCES
DE L'UNIVERSITÉ DE PARIS

POUR OBTENIR

le grade de docteur ès sciences naturelles

PAR

LOUISE NOUVEL-VAN RYSELBERGE

Docteur en Sciences naturelles de l'Université de Bruxelles

PREMIÈRE THÈSE

**Contribution à l'étude de la Mue,
de la Croissance et de la Régénération
chez les Crustacés *Natantia***

DEUXIÈME THÈSE

Proposition donnée par la Faculté

Soutenues le

22 DEC 1936
devant la Commission d'examen

MM. CH. PÉREZ *Président.*

R. LÉVY

M. PRENANT

} *Examineurs.*

BRUXELLES

IMPRIMERIE FORTON

20, Rue Victor Greyson

1936

Faculté des Sciences de l'Université de Paris

MM.

Doyen, honoraire. . . . M. MOLLIARD.
Doyen. C. MAURAIN, *Professeur*, Physique du Globe.

Professeurs honoraires	{	H. LEBESGUE.	GUILLET.	JANET.
		A. FERNBACH.	PÉCHARD.	LESPIEAU.
		A. LEDUC.	FREUNDLER.	MARCHIS.
		Émile PICARD.	AUGER.	VESSIOT.
		Rémy PERRIER.	BLAISE.	PORTIER.
		Léon BRILLOUIN.	DANGEARD.	

PROFESSEURS

G. BERTRAND. . . . T	Chimie biologique.	L. JOLEAUD	Paléontologie.
M. CAULLERY. . . . T	Zoologie (Évolution des êtres organisés).	Robert LÉVY	Zoologie.
G. URBAIN T	Chimie générale.	F. PICARD	Zoologie (Évolution des êtres organisés).
Émile BOREL T	Calcul des probabilités et Physique mathématique.	Henri VILLAT. . . . T	Mécanique des fluides et applications.
Jean PERRIN T	Chimie physique.	Ch. JACOB. . . . T	Géologie.
H. ABRAHAM T	Physique.	P. PASCAL. . . . T	Chimie minérale.
E. CARTAN T	Géométrie supérieure.	M. FRÉCHET T	Calcul différentiel et Calcul intégral.
H. MOLLIARD. . . . T	Physiologie végétale.	E. ESCLANGON . . . T	Astronomie.
L. LAPICQUE T	Physiologie générale.	Mme RAMART-LUCAS T	Chimie organique.
A. COTTON T	Recherches physiques.	H. BÉGHIN T	Mécanique physique et expérimentale.
J. DRACH T	Analyse supérieure et Algèbre supérieure.	FOCH	Mécanique expérimentale des fluides.
Charles FABRY . . . T	Enseignement de Physique.	PAUTHENIER	Physique (P. C. B.).
Charles PÉREZ . . . T	Zoologie.	DE BROGLIE T	Théories physiques.
Léon BERTRAND . . . T	Géologie structurale et Géologie appliquée.	CHRÉTIEN	Optique appliquée.
E. RABAUD T	Biologie expérimentale.	P. JOB	Chimie générale.
M. GUICHARD. . . . T	Chimie minérale.	LABROUSTE	Physique du Globe.
Paul MONTEL. . . . T	Théorie des fonctions et Théorie des transformations.	PRENANT	Zoologie.
P. WINTREBERT . . . T	Anatomie et Histologie comparées.	VILLEY	Mécanique physique et expérimentale.
L. BLARINGHEM . . . T	Botanique.	BOHN	Zoologie (P. C. B.).
O. DUBOSCQ T	Biologie maritime.	COMBES	Botanique (P. C. B.).
G. JULIA T	Mécanique analytique et Mécanique céleste.	GARNIER T	Mathématiques générales.
C. MAUGUIN T	Minéralogie.	PÈRÈS	Mécanique théorique des fluides.
A. MICHEL-LÉVY. . . T	Pétrographie.	HACKSPILL.	Chimie (P. C. B.).
H. BÉNARD T	Mécanique expérimentale des fluides.	LAUGIER	Physiologie générale.
A. DENJOY T	Application de l'analyse à la Géométrie.	TOUSSAINT	Technique aéronautique.
L. LUTAUD T	Géographie physique et Géologie dynamique.	M. CURIE	Physique (P. C. B.).
Eugène BLOCH . . . T	Physique théorique et Physique céleste.	G. RIBAUD T	Haute température.
G. BRUHAT	Physique.	CHAZY T	Mécanique rationnelle.
E. DARMOIS	Enseignement de Physique.	GAULT	Chimie (P. C. B.).
A. DEBIERNE. . . . T	Physique générale et Radioactivité.	CROZE	Recherches physiques.
A. DUFOUR T	Physique (P. C. B.).	DUPONT T	Théories chimiques.
L. DUNOYER	Optique appliquée.	LANQUINE	Géologie.
A. GUILLIERMOND . . T	Botanique.	VALIRON	Mathématiques générales.
M. JAVILLIER	Chimie biologique.	BARRABÉ	Géologie structurale et géologie appliquée.
		MILLOT.	Zoologie (P. C. B.).
		F. PERRIN	Théories physiques.
		VAVON.	Chimie organique.
		G. DARMOIS	Calcul des probabilités et Physique mathématique.

Secrétaire A. PACAUD.
Secrétaire honoraire D. TOMBECK.



**Contribution à l'étude de la Mue,
de la Croissance et de la Régénération
chez les Crustacés *Natantia***

PAR

LOUISE NOUVEL-VAN RYSELBERGE

Docteur en Sciences naturelles de l'Université de Bruxelles

CONTRIBUTION A L'ÉTUDE DE LA MUE, DE LA CROISSANCE ET DE LA RÉGÉNÉRATION CHEZ LES CRUSTACÉS *NATANTIA*

PAR

LOUISE NOUVEL-VAN RYSELBERGE

Docteur en Sciences de l'Université de Bruxelles

SOMMAIRE

INTRODUCTION	9
MATÉRIEL	11
TECHNIQUES ET MÉTHODE D'ÉTUDE	13
A. — Technique d'élevage	13
B. — Méthodes de mesure et de dessin	16
C. — Techniques histologiques	18
 PREMIÈRE PARTIE : <i>Recherches sur la mue et la croissance</i>	 19
CHAPITRE I. — <i>Mécanisme de la mue</i>	20
CHAPITRE II. — <i>Fréquence des mues</i>	24
Historique ; A. <i>Leander serratus</i> ; B. <i>Leander squilla</i> ; C. <i>Crangon crangon</i> ; D. <i>Athanas nitescens</i> ; E. <i>Hippolytidae</i> ; Conclusions	32
CHAPITRE III. — <i>Croissance</i>	33
A. <i>Leander serratus</i> ; B. <i>Leander squilla</i> ; C. <i>Crangon crangon</i> ; D. <i>Athanas nitescens</i> ; Discussion ; Conclusions	38
CHAPITRE IV. — <i>Application à l'étude de la durée de vie des Crevettes</i>	39
CHAPITRE V. — <i>Influence de certains parasites</i>	43
A. Bopyriens ; B. <i>Nectonema</i>	46
 DEUXIÈME PARTIE : <i>La régénération</i>	 47
PREMIÈRE DIVISION : <i>Étude macroscopique</i>	47
Historique	47
CHAPITRE I. — <i>Description de l'évolution du régénérat</i>	56
I. — <i>Leander serratus</i>	56
A. — Second péréiopode (grosse pince)	57

1. — Sections au plan de moindre résistance	57
a) Immédiatement après la mue: α) Description de l'évolution du bourgeon (p. 58); β) Évolution des pattes miniatures (p. 59).	
b) A des temps variables par rapport à la mue (p. 61)	
2. — Sections opérées à différents niveaux	66
a) Au delà du plan de moindre résistance (p. 66)	
b) En deçà du plan de moindre résistance: α) A la limite distale du coxopodite (p. 70); β) A l'insertion même du second chélopède (p. 73)	
B. — Autres périopodes	75
1. — Sections au plan de moindre résistance	75
2. — Sections opérées à d'autres niveaux	76
a) Aux articulations (p. 76); b) Au milieu des articles (p. 79).	
C. — Anomalie	80
II. — <i>Athanas nitescens</i>	82
1. — Sections de la grosse pince au plan d'autotomie, immédiatement après la mue	82
2. — Sections au plan d'autotomie, à des temps variables par rapport à la mue	83
III. — <i>Crangon crangon</i>	87
A. — Premier périopode (pince)	87
1. — Sections au plan de moindre résistance	87
a) Immédiatement après une mue (p. 87); b) A des temps variables par rapport à la mue (p. 89).	
2. — Sections opérées à différents niveaux	91
B. — Autres périopodes	92
Conclusions	92
CHAPITRE II. — Étude de la croissance normale du régénérat chez <i>Leander serratus</i>	95
A. — Régénération du second périopode à partir du plan de moindre résistance	
1. — Croissance du bourgeon	95
a) Sections à la mue (p. 95); b) Sections à des temps variables (p. 98).	
2. — Croissance des pattes miniatures	98
a) Sections à la mue (p. 103); b) Sections à des temps variables (p. 107).	
B. — Régénération du second périopode, à partir de niveaux de section variés	
1. — Au delà du plan de moindre résistance	111
2. — En deçà du plan de moindre résistance	111
C. — Régénération du 5 ^e périopode, à partir de niveaux situés entre le plan de moindre résistance et le dactylopodite	114
D. — Discussion	114

CHAPITRE III. — <i>Relation entre l'activité de la régénération et l'importance du traumatisme</i>	
1. — Sections répétées	117
2. — Sections multiples	119
CHAPITRE IV. — <i>Facteurs internes conditionnant la régénération</i>	122
1. — L'influence de l'âge de l'organisme	122
2. — Régénération et mue	124
3. — L'influence des conditions de nutrition.	126
SECONDE DIVISION : <i>Étude histologique</i>	132
I. — <i>Leander serratus</i>	133
II. — <i>Athanas nitescens</i>	137
III. — <i>Crangon crangon</i>	138
Synthèse	139
CONCLUSIONS	140
INDEX BIBLIOGRAPHIQUE	145

INTRODUCTION

Au début de mes recherches, mon intention était d'étudier l'influence de différents facteurs sur la régénération chez les Crustacés. Il fallait, pour cela, s'adresser à des animaux faciles à élever et peu sensibles à la vie en captivité. En outre, j'ai pensé qu'il serait plus commode, pour l'étude de certains problèmes, d'avoir recours à des Crustacés qui muent fréquemment. Or, les Crevettes que j'avais eu l'occasion d'examiner à d'autres points de vue m'ont paru posséder les qualités requises. Toutefois, pour faire une bonne analyse des processus de restauration, il était indispensable de rassembler des données très précises sur la mue et la croissance des animaux choisis. Les renseignements sur le sujet étaient par trop vagues ou souvent même inexistant. C'est pourquoi il m'a fallu élucider ces différents points qui, d'ailleurs, présentent en eux-mêmes un intérêt suffisant pour justifier l'importance que je leur ai accordée dans la première partie de cet ouvrage.

La deuxième partie du présent mémoire traite uniquement des processus régénérateurs.

Devant la complexité et le nombre des problèmes que soulève l'étude de la régénération, il aurait été par trop présomptueux de vouloir épuiser un sujet d'une telle envergure. J'ai tenu tout d'abord à analyser, chez quelques espèces de Crevettes, l'évolution macroscopique du régénérat, à la suite d'amputations effectuées systématiquement à différents niveaux des périopodes et à des temps variables par rapport aux époques de mue.

Ces premières observations, d'un caractère essentiellement morphologique, constituent une base indispensable à l'étude histologique de la question ainsi qu'à celle de l'influence de certains facteurs.

Ce travail a été poursuivi au cours de plusieurs séjours à la Station Biologique de Roscoff ainsi qu'au Musée Océanographique de Monaco. La bonne hospitalité reçue dans ces laboratoires, ainsi que les ressources diverses dont disposent les travailleurs, ont facilité mes recherches. Que les Directeurs, MM. Ch. PÉREZ et J. RICHARD, veuillent bien trouver ici l'expression de mes sentiments de respectueuse gratitude.

Il m'est agréable de me rappeler que l'intérêt du groupe des Crustacés *Natantia*, du point de vue des caractères sexuels secondaires, m'a été signalé par M. le Professeur Ch. PÉREZ. C'est au cours de l'étude de ces

caractères que, peu à peu, d'autres problèmes ont attiré mon attention. Je remercie, toutefois, M. PÉREZ pour cette suggestion, et lui en resterai très reconnaissante.

C'est au Laboratoire des Vers et Crustacés du Muséum que je me suis familiarisée avec la systématique de ce groupe. Je tiens à remercier tout spécialement M. le Professeur Ch. GRAVIER pour le très bon accueil dont j'ai toujours été l'objet et pour l'intérêt qu'il continue à me témoigner. Mes remerciements s'adressent également à M. le Professeur FAGE et M. ANDRÉ qui ont toujours été très aimables à mon égard.

Je prie M. le Professeur WINTREBERT de croire à mes sentiments de respectueuse reconnaissance. Ses encouragements m'ont souvent réconfortée. De plus, je le remercie de m'avoir témoigné sa confiance en demandant au Conseil de la Faculté de m'attribuer une aide matérielle sur les Fonds Commercys.

Enfin, à maintes reprises, j'ai eu recours aux connaissances de mon mari qui, au détriment de ses recherches personnelles, n'a pas hésité à me consacrer des heures précieuses.

J'ai été très sensible à l'offre qui m'a été faite par mes anciens Professeurs de l'Université de Bruxelles, MM. LAMEERE et DE SELYS LONGCHAMPS, de publier ce mémoire dans le Recueil de l'Institut zoologique Torley-Rousseau. Je tiens à leur exprimer mes sentiments d'affectueuse reconnaissance.

Au cours de mes recherches, une subvention m'a été attribuée par l'Institut de France, sur le Fonds Loutreuil. Que Messieurs les Secrétaires Perpétuels veuillent bien trouver ici le témoignage de ma respectueuse gratitude.

MATÉRIEL

Mes recherches ont porté sur plusieurs espèces de Crustacés Décapodes *Natantia* et principalement sur :

Leander serratus (PENN.) (= *Palaemon serratus* FABR.),

Crangon crangon (LEACH) (= *Crangon vulgaris* FABR.),

Athanas nitescens LEACH.

Elles ont été étendues, accessoirement, aux trois espèces suivantes :

Spirontocaris cranchi (LEACH) (= *Hippolyte cranchi* LEACH),

Hippolyte varians LEACH (= *Virbius varians* HELLER),

Leander squilla (L.).

* * *

Leander serratus.

Cette Crevette, appelée vulgairement : "Bouquet" ou "Crevette rose" est très commune sur toutes les côtes françaises. Sur les côtes de la Manche et de l'Océan Atlantique, on la pêche, à marée descendante, dans les flaques de rochers et les herbiers de la zone intercotidale. De teinte légèrement variable (jaune verdâtre), très transparente, ponctuée de brun et de rouge, elle se différencie des autres *Palaemonidae* par un long rostre, plus long que l'écaille antennaire, légèrement courbé dans la partie antérieure et muni de 7 à 9 dents sur le bord supérieur et de 5 à 6 dents sur le bord inférieur. Le petit fouet de l'antennule n'atteint pas la pointe du rostre. Les deux premières paires de péréiopodes sont des chélipèdes ; la seconde paire, beaucoup plus forte et plus grande, constitue les grosses pinces. Le carpopodite des chélipèdes est plus court que le méropodite (1).

Leander squilla.

Cette espèce se distingue de la précédente par un rostre droit, plus court et régulièrement denté. Ce rostre ne dépasse pas (ou à peine) l'écaille antennaire. Il possède, à sa partie supérieure, 7 à 9 dents dont 2 se trouvent sur la carapace, en arrière de la voûte sus-oculaire ; le bord inférieur est pourvu de 3 dents seulement. Le petit fouet de l'antennule, plus long que le rostre, est soudé au fouet externe sur les deux tiers de sa longueur. Le carpopodite du chélipède est plus long que le méropodite. Cette espèce se trouve en abondance à Roscoff, à un niveau plus élevé que celui

(1) Les caractères systématiques sont très abrégés. Pour plus de détails, je renvoie aux faunes et aux monographies.

fréquenté par *Leander serratus*. Elle est très transparente, mais les femelles ovigères présentent, sur les pleurons, de nombreux chromatophores noirs et blancs.

Crangon crangon.

Cette espèce, surnommée "Crevette grise", est particulièrement abondante sur toutes les plages de sable de la Manche, de l'Océan Atlantique et de la Mer du Nord. Elle existe également en Méditerranée. Elle appartient à la famille des *Crangonidae* et se caractérise par l'absence de sculpture sur la carapace ; le céphalothorax ne possède que trois petites épines sur la ligne médiane, et l'abdomen est tout à fait lisse. La coloration grisâtre, agrémentée de taches noires, s'harmonise avec celle du sable où la Crevette vit la plupart du temps enfouie. Les péréiopodes fouisseurs de la première paire portent une pince subchéliforme caractéristique (dactylopodite replié sur le propodite). Les *Crangon* se pêchent facilement, à marée basse, en poussant sur les fonds de sable un havenau à bord antérieur rectiligne.

Athanas nilescens.

Cette petite Crevette est l'*Alpheidae* le plus commun des côtes de France. Je l'ai trouvée en abondance sur les bords de la Manche, à Roscoff. Elle est sédentaire, reste à l'obscurité, vit par groupes sous les roches, à la limite inférieure de la zone des *Fucus* et dans la zone des Laminaires et des algues rouges. Cet habitat se trouve au-dessous du niveau des basses mers de mortes eaux. Il y a prédominance marquée des femelles. L'*Athanas* se distingue des autres *Alpheidae* par le rostre plus long et par le fait que les yeux ne sont pas entièrement recouverts par la carapace. Le dimorphisme sexuel est très caractéristique pour cette espèce. Il réside dans la conformation de la première paire de pattes. Le mâle, de teinte vert olive, ponctué de rouge, les a très robustes ; les carpopodites, petits, sont surmontés de fortes pinces non carénées. Chez la femelle, le carpe est allongé et les pinces sont grêles. La femelle est bleuâtre ou brunâtre, ponctué de rouge, avec une bande blanche longitudinale sur le dos.

Spirontocaris cranchi.

Cette espèce fait partie de la famille des *Hippolytidae*. Elle se distingue par un rostre court (ne dépassant pas l'écaille antennaire) denté au bord supérieur. On la trouve aussi bien dans la Manche ou l'Océan que dans la Méditerranée. Elle se tient au bas de la zone intercotidale, parmi les algues littorales, dont elle prend mimétiquement la couleur. Ces Crevettes sont en effet bigarrées de tâches brunes ou rouge vineux.

Hippolyte varians.

De la même famille que l'espèce précédente, cette Crevette a le rostre plus long que l'écaille antennaire, et le carpopodite du second péréiopode n'a que 3 articles alors qu'il en possède 6 ou 7 chez *Spirontocaris cranchi*. Elle est plus vive que cette dernière dans ses mouvements. Très commune sur les côtes françaises, elle vit dans les algues du bas de la zone intercotidale et est également mimétique. Sa couleur est verte, brune ou rouge.

TECHNIQUES ET MÉTHODES D'ÉTUDE

A. — TECHNIQUE D'ÉLEVAGE.

L'élevage des *Leander serratus* (1) est assez aisé ; ces Crevettes supportent très bien la captivité. Toutefois, certaines précautions doivent être prises :

1° Une bonne aération du milieu est indispensable. On l'obtient à l'aide d'un courant d'eau de mer continu et rapide et par l'emploi de récipients suffisamment larges.

2° La nourriture doit être abondante, fraîche et variée. J'ai nourri les *L. serratus* avec de la chair fraîche de Crustacés et Poissons. Les *Carcinus maenas*, que l'on peut se procurer facilement, m'ont été d'un précieux recours. Ces *Leander* en apprécient tout particulièrement l'ovaire et l'hépatopancréas. Ils se montrent friands de *Mysis*, Gammarés, Vers, etc. Il est nécessaire aussi de leur fournir des aliments d'origine végétale : des algues vertes assez tendres, des Ulves, par exemple. On peut également utiliser les viscères d'animaux très divers : foie et reins de Céphalopodes (2), glandes génitales d'oursins, etc. (3). Les repas doivent être fréquents, car les Crevettes sont très voraces ; lorsqu'elles sont insuffisamment nourries, elles s'agitent beaucoup, tentent de s'échapper et, dans leurs efforts, elles se blessent souvent. Il faut encore ajouter que ces animaux sont très volontiers cannibales : dès que l'un d'entre eux mue, il est immédiatement attaqué et dévoré par ses congénères, à moins que ces derniers ne soient repus. Aussi est-il bon, le soir, d'alimenter copieusement les animaux en expérience.

(1) Je parlerai toujours des *L. serratus* en premier lieu et m'en servirai comme point de comparaison pour les autres espèces. C'est sur ces *Leander* que j'ai effectué mes premières recherches. Je les ai choisis pour mes essais à cause de leur abondance et de la facilité avec laquelle on peut les maintenir en élevage.

(2) A l'exception des viscères de Seiche auxquels ces Crevettes ne touchent pas.

(3) Des voisinages peuvent leur être fatals : des Lucernaires, placées par hasard dans un aquarium contenant des *Leander*, ont entraîné la mort de ceux-ci.

3° Les aquariums doivent toujours être maintenus dans le plus grand état de propreté. Dès que les Crevettes ont terminé leurs repas, il est indispensable de retirer les déchets afin d'éviter qu'ils se corrompent ; d'ailleurs les Crevettes n'y touchent jamais plus. Les récipients et siphons doivent être lavés et brossés fréquemment.

Les recherches que j'ai poursuivies exigeant l'examen journalier d'animaux identifiés, nécessitent un nombre considérable d'aquariums permettant l'isolement. Le dispositif suivant réalise à peu de frais, avec un minimum d'encombrement, les conditions qui m'ont paru être les plus rationnelles :

De petits bacs parallélépipédiques (bacs à accumulateurs, par exemple) sont réunis par de gros siphons. On peut en disposer aisément une quinzaine sous le courant d'eau d'un seul robinet. De bonnes dimensions de bacs sont les suivantes : 30×10 (cm.), hauteur 20 cm. J'utilise des siphons de grand diamètre : 2 cm., de plus étroits se désamorçant trop vite par l'accumulation des bulles d'air entraînées. Il est souvent nécessaire de grillager les ouvertures des siphons par un croisillon de fils afin d'éviter que les animaux

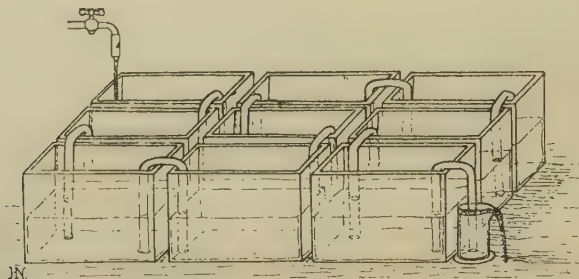


Fig. 1. — Dispositif utilisé pour l'observation des Crevettes en captivité (*Leander serratus* et *Crangon crangon*).

ne passent d'un récipient dans l'autre. Dans l'ensemble du dispositif, les siphons sont placés de façon à ce que chacun des bacs soit parcouru dans toute sa longueur par le courant d'eau (fig. 1).

*
* * *

L'élevage des *Crangon* est moins facile que celui des *Leander*. En effet, si les *Crangon* sont très peu actifs et restent plaqués contre les parois de l'aquarium durant le jour, ils se livrent, la nuit, à des pérégrinations qui les amènent, presque toujours, à s'échapper de leur aquarium avec une agilité inattendue. Aussi, est-il prudent de recouvrir ce dernier d'un linge.

J'ai alimenté les *Crangon* de la même façon que les *Leander*, et la nourriture fournie a paru leur convenir. EHRENBAUM (1890), puis HAVINGA (1930) ont analysé le contenu de l'estomac des *Crangon* et y ont trouvé principalement des morceaux de *Nereis succinea* et *diversicolor*. D'après ces auteurs, les *Nereis* constitueraient la nourriture essentielle des plus gros *Crangon*. Les jeunes s'alimenteraient surtout de *Corophium*. En tous cas, les Crevettes grises sont extrêmement voraces, mais elles ne mangent généralement que la nuit et semblent préférer leurs congénères qui viennent de muer à toute autre nourriture. De meilleures conditions d'élevage peuvent être réalisées en imitant le milieu naturel, c'est-à-dire en plaçant du sable au fond des récipients.

*
* * *

Avec H. NOUVEL (1935), nous avons déjà décrit nos procédés d'élevage d'*Athanas*. Ces derniers vivent extrêmement bien en captivité. Nous en avons conservé plus de deux mois dans des récipients plats recouverts de tulle et immergés dans des aquariums à eau courante. L'espèce n'est pas cannibale, aussi l'on peut placer plusieurs exemplaires dans un même récipient, les individus étant bien entendu différents, soit par le sexe, soit par la taille. Nous nous sommes efforcés de tenir ces récipients dans la plus grande propreté possible. Les animaux ont été nourris journellement et à satiété avec des aliments variés et très frais : Crustacés, Lamellibranches, Poissons, Vers, etc. Toutes ces conditions réunies ont empêché la mortalité.

*
* * *

Les *Hippolytidae* sont peut-être un peu plus délicats. J'ai eu quelques cas de mortalité chez *Spirontocaris cranchi*. La petitesse de ces animaux fait que j'ai dû également les emprisonner dans des cristallisoirs, recouverts d'un tulle et immergés dans les aquariums. J'ai toujours placé ces animaux directement sous le jet d'un robinet ; les *Athanas*, par contre, vivent très bien, si l'on a le soin de placer les récipients qui les contiennent, sous les siphons, dans les différents aquariums de la fig. 1. J'ai nourri les *Hippolytidae* comme les autres Crevettes, et ils apprécient surtout les *Mysis* et les *Corophium*. Ils se maintiennent presque toujours accrochés sous le tulle le plus près possible du courant d'eau. Alors que pour les *Athanas*, je plaçais du gravier très fin dans le fond de l'aquarium, pour les Hippolytes, je disposais quelques algues, renouvelées fréquemment : fragments de *Cystosires*, d'*Ulves* ou de *Floridées*.

*
* * *

Les *Leander squilla* ont très bien vécu en captivité et dans les mêmes conditions que celles énumérées pour les *Leander serratus*.

B. — MÉTHODES DE MESURE ET DE DESSIN.

Les tailles, pour toutes les espèces étudiées, sont évaluées de la pointe du rostre à l'extrémité du telson. Elles ont toujours été mesurées sur les bêtes elles-mêmes, jamais sur les exuvies. En effet, j'ai pu me rendre compte que ces dernières, lorsqu'elles sont en bon état (ce qui est assez rare), sont toujours sensiblement plus longues que les animaux mesurés avant la mue. Les mensurations ont toujours été faites dans les mêmes conditions.

1) *Leander serratus* et *L. squilla*. — Ces Crevettes ont été mesurées à l'aide du dispositif suivant (fig. 2) :

Une lame de verre B est disposée perpendiculairement à une vitre A servant de base. Dans le plan de cette dernière est fixée une règle graduée R perpendiculaire à la lame B. L'animal, légèrement comprimé, est allongé sur le ventre, le long d'une ligne de foi xx', de façon à ce que son rostre

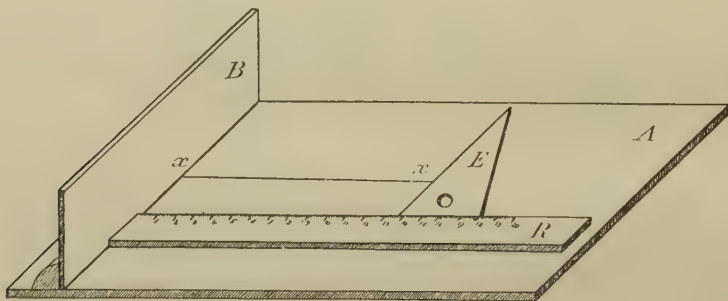


Fig. 2. — Appareil utilisé pour l'appréciation de la taille des *Leander* et des *Crangon*.

viennent buter sur le plan B. Une équerre E est appuyée par l'un des côtés de l'angle droit sur l'extrémité du telson, l'autre côté de cet angle glisse sur la règle graduée R. Il suffit de lire sur la règle la graduation qui correspond à l'extrémité du telson.

Ce dispositif est très facile à réaliser ; les observations sont très rapides, et les mesures atteignent toutes la précision minimum du 1/2 mm.

Dans le cas des *Palaemonidae*, une pareille erreur, sur des longueurs de 20 à 70 mm., constitue une erreur relative très minime,

Pour apprécier des longueurs plus petites, il est nécessaire d'avoir recours aux méthodes microscopiques habituelles. Dans la majeure partie des cas, les longueurs sont telles (appendices, bourgeons, etc.) qu'une approximation du $1/5$ de mm. est amplement suffisante. Les mesures s'effectuent alors, à un faible grossissement, à l'aide d'un chariot à vernier.

Pour étudier l'évolution et la croissance journalière des régénérats, j'ai fait des séries de dessins à la chambre claire. Durant cette opération, les animaux étaient maintenus dans l'eau de la façon suivante :

La Crevette est placée sur le dos, entre deux rangées d'épingles fichées sur le fond en liège d'une cuvette ; elle est immobilisée avec un fil entrecroisé sur ces épingles. Il faut s'arranger de façon à ce que le régénérat soit bien horizontal. On obtient cette position favorable en maintenant la base de l'appendice avec un fil tendu entre deux autres épingles.

Avec un peu d'entraînement, on arrive à exécuter les dessins très rapidement et ainsi les animaux ne souffrent aucunement. Dans les cas où les opérations sont un peu longues, il suffit de renouveler l'eau de temps à autre.

Il est souvent utile de placer un fragment de papier noir ou blanc sous le régénérat à dessiner. C'est la transparence ou l'opacité de ce dernier qui en décide.

2) *Crangon*. — La mensuration des *Crangon* est facilitée par le fait que ces animaux ont le corps et le rostre très plats. En les disposant le long d'une règle graduée et en exerçant une légère pression sur le céphalothorax, la distance entre l'extrémité du telson et la pointe du rostre est immédiatement appréciée.

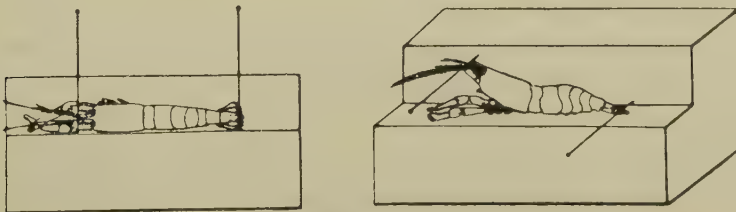


Fig. 3. — Dispositif utilisé pour la mesure des *Athanas*.

La grande souplesse des Crevettes grises, la délicatesse de leurs péréopodes et le peu de résistance de toute leur carapace font que j'ai adopté un autre procédé de dessin qui, en outre, présente l'avantage d'être plus rapide :

L'animal est allongé sur une petite nacelle, faiblement évidée, de façon

à ce que le corps fasse saillie à l'extérieur. Il suffit d'enrouler un fil autour de l'ensemble pour maintenir le *Crangon*. Le tout est placé dans une cuvette d'eau de mer.

3) *Athanas*. — L'évaluation de la taille des *Athanas* ainsi que celle des *Hippolytidae*, qui n'atteignent que 20 mm. environ, est une chose extrêmement délicate. Les mensurations doivent être faites comme précédemment, sur le vivant, et il faut qu'elles soient précises. Les chiffres que l'on obtient varient avec la façon de procéder. Aussi, est-il nécessaire d'opérer toujours de la même manière et d'essayer d'éliminer toutes les causes d'erreurs. La fig. 3 reproduit le dispositif que nous avons employé (H. et L. NOUVEL, 1935). Il nous a permis d'atteindre avec assurance le 1/2 mm. et, avec une certaine réserve, le 1/4 de mm.

L'appareil est en liège ; une épingle est fichée contre la pointe du rostre, une autre à l'extrémité du telson. On exerce une légère pression sur le dos de l'animal. L'opération se pratique sous un binoculaire à champ assez grand. L'animal enlevé, on mesure la distance des deux épingles avec une règle graduée en 1/2 mm. Ainsi, la Crevette ne se trouve à sec que pendant quelques secondes, ce qui ne lui occasionne pas de préjudice.

Pour dessiner commodément les bourgeons des appendices en régénération, les *Athanas* sont placés dans la petite nacelle décrite pour les *Crangon* et coincés entre deux bouts d'allumettes. L'ensemble est entouré et maintenu par un fil, puis plongé dans une cuvette d'eau de mer.

C. — TECHNIQUES HISTOLOGIQUES.

Je n'ai employé que des procédés de fixation et de coloration d'un usage tout à fait courant. Les pièces ont presque toujours été fixées au Bouin, dont l'action doit être suffisamment prolongée pour décalcifier entièrement la carapace (minimum : une vingtaine de jours).

J'ai généralement coloré les coupes à l'hématoxyline au fer suivie d'éosine ou d'une coloration subséquente, d'après la technique de Mallory.

PREMIÈRE PARTIE

RECHERCHES SUR LA MUE ET LA CROISSANCE

La physiologie des Arthropodes est conditionnée d'une façon très particulière. C'est ainsi que certains phénomènes, essentiellement continus, ne se manifestent extérieurement qu'au moment où l'animal mue, c'est-à-dire lorsqu'il quitte son ancienne enveloppe chitineuse inextensible pour mettre à jour un nouveau squelette encore extensible, mais qui perd bientôt cette qualité. Je rappellerai, en effet, l'allure spéciale et bien connue des phénomènes de croissance.

La mue doit être envisagée comme un phénomène continu, soumis au métabolisme interne de l'animal, et dont le rejet de l'exuvie est une manifestation périodique.

C'est précisément de certaines manifestations périodiques et externes qu'il sera ici question ; leur étude a été nécessitée par le fait que ce sont là des données fondamentales dans le problème de la régénération, objet principal de mes recherches. J'exposerai les résultats relatifs à la croissance linéaire, au mécanisme et à la fréquence des mues,

CHAPITRE I

MÉCANISME DE LA MUE

La connaissance des phénomènes auxquels on a donné le nom de mue est très ancienne, puisque déjà ARISTOTE en fit état. Depuis lors, de nombreux auteurs ont consigné leurs observations à ce sujet. En ce qui concerne les Crustacés, citons notamment : RÉAUMUR (1718), COUCH (1838), RYMER (1839), CHANTRAN (1870), VITZOU (1882), BORDAGE (1899), etc.

On sait maintenant, à la suite de tous ces travaux, que le mécanisme suivant lequel se fait le rejet des anciennes enveloppes est assez différent chez les Décapodes Brachyours et chez les Décapodes Macrours. Parmi ces derniers, les observations n'ont guère porté que sur deux Crustacés *Reptantia* : l'Écrevisse et le Homard. Quant aux *Natantia*, on admet que, de ce point de vue, ils se comportent de la même façon que les Macrours *Reptantia*.

J'ai pu, à plusieurs reprises, observer le comportement et l'aspect des Crevettes (*Leander serratus*) avant, pendant et après le rejet de l'exuvie.

Quelques jours avant de muer, la Crevette perd sa transparence ; la coloration habituelle se trouve altérée. Cette opacité correspondrait, d'après VITZOU (1882), à l'apparition d'une substance gélatineuse entre le revêtement externe prêt à tomber et la nouvelle cuticule qui vient de se former. L'auteur pense que cette substance est un produit de sécrétion des couches sous-jacentes à la nouvelle carapace et qui traverserait cette dernière par endosmose. Elle faciliterait le dégainement au moment où l'animal sort de son ancienne enveloppe. Nous trouvons l'explication de cette sécrétion chez des auteurs plus récents. YONGE (1932) a mis en évidence que les glandes tégumentaires dont les conduits traversent toute l'épaisseur de la chitine ont un double rôle : sécréter la cuticule et dissoudre les couches inférieures de l'ancienne chitine avant et pendant la mue. WIGGLESWORTH (1933) précise que, chez un Hémiptère, on observe une réelle " digestion " de l'ancienne cuticule.

Je n'insisterai pas sur le mécanisme interne de la mue. Pour de plus amples détails, je renverrai au travail de FACE (1935) où l'auteur a fait une bonne mise au point de l'état actuel de la question.

Durant les deux ou trois jours qui précèdent le rejet de l'exuvie, la Crevette exécute certains mouvements caractéristiques. Elle agite les appendices

et plus particulièrement les antennules et les antennes, d'une façon trépidante. Elle manipule, avec les chélipèdes, les pédoncules oculaires, les écailles antennaires et même le telson, comme si elle faisait effort pour décoller son revêtement chitineux. A diverses reprises, elle se plie en deux, de façon à appliquer, l'une contre l'autre, la face ventrale de l'abdomen et celle du céphalothorax. Ces mouvements alternent avec les manipulations et les mouvements vibratoires décrits plus haut. Puis, la veille de sa mue, généralement, l'animal cesse de prendre toute nourriture et absorbe, par instants, de l'eau qui gonfle l'estomac. Tout son corps paraît être dans un état hydro-pique. DRACH (1936) donne des déterminations quantitatives de l'eau absorbée au cours de l'exuviation chez *Maia squinado*. D'après l'auteur, cette eau absorbée représente environ 60 % du poids total. Il est évident que chez les Crevettes, dont la croissance à chaque mue est peu importante (voir page 33), le volume d'eau absorbée doit être moindre. L'enveloppe externe est devenue toute molle. Enfin, par suite de tous ces efforts et, souvent après un ultime repliement du corps, le revêtement chitineux se fend dorsalement le long de la membrane articulaire qui joint le céphalothorax au premier anneau abdominal. Chez les grands *Leander* cette déchirure est parfois totale (l'exuvie est alors séparée en deux portions). Enfin, en l'espace de quelques secondes, la Crevette, courbée en deux, dégage d'abord la partie postérieure du céphalothorax, puis les yeux, les antennules, les antennes et leurs écailles, toute la tête enfin. D'un mouvement brusque, elle libère son abdomen et abandonne l'exuvie sur laquelle on n'observe aucune autre déchirure que celle dont je viens de parler. A aucun moment l'animal ne se couche sur le côté, et, en cela au moins, les *Natantia* se distinguent des autres Macroures.

Les Crevettes (dans des conditions normales : eau courante, nourriture abondante, etc.) muent presque toujours au début de la nuit (1). Elles cherchent à se dissimuler et s'accrochent très souvent à un support. Elles peuvent cependant muer dans un récipient rigoureusement lisse. La mue dure très peu de temps chez les jeunes Crevettes. Les processus sont beaucoup moins rapides chez les individus âgés. Chez ces derniers, il arrive parfois des accidents et traumatismes divers auxquels BORDAGE (1905), chez les Phasmes, a donné le nom de " mutilations exuviales ". De plus, j'ai remarqué que lorsqu'un animal montre quelque peine à se débarrasser de sa carapace, il meurt peu de temps après. Comme ces accidents paraissent très fréquents chez les individus âgés, il est possible que ce soit ainsi que les Crevettes meurent.

(1) Toutefois, d'après SOLLAUD (1923), les larves de *Leander serratus* muent à la fin de la nuit.

Après le rejet de l'exuvie, l'animal reste une ou deux secondes inerte, puis il retrouve toute son agilité. Il s'empresse de se nourrir, et la nouvelle carapace durcit très rapidement (24 à 48 heures, suivant l'âge). En ceci encore, les *Leander*, de même que toutes les autres espèces de Crevettes étudiées, se distinguent des autres Décapodes qui, comme les Crabes, par exemple, restent longtemps incapables de s'alimenter et de se mouvoir. De plus, le durcissement complet de la carapace des Crabes met toujours plusieurs jours à s'effectuer.

Il m'est arrivé d'assister à la mue des *Leander* le jour, lorsque ces animaux étaient conservés dans un récipient sans eau courante. De telles conditions semblent donc accélérer la mue.

Les *Leander squilla* présentent des symptômes de mue semblables à ceux des *L. serratus* : mouvements préliminaires, trouble dans leur transparence, etc.

*
* * *

Chez les *Crangon*, il est plus difficile de prévoir la chute de la carapace, car ces animaux se pigmentent de façon intense en aquarium. On peut dire, cependant, que leur teinte de fond devient jaune sale à ce moment. J'ai aussi remarqué qu'ils sont très mous quelques heures avant de muer et qu'on peut alors les confondre avec des animaux qui viennent d'accomplir ce phénomène depuis très peu de temps.

J'ai surpris des *Crangon* au moment précis où ils quittaient leur ancienne carapace. Cette opération est extrêmement rapide. La Crevette se courbe une fois et glisse aussitôt hors de sa carapace, le céphalothorax d'abord, l'abdomen ensuite, sans la moindre difficulté apparente. La déchirure de la membrane articulaire est très étroite.

*
* * *

Contrairement aux *Leander*, les *Athanas* ne présentent pas les symptômes annonçant la mue : changements de couleur, mouvements caractéristiques, etc. Je n'ai jamais eu l'occasion d'assister à la mue d'individus de cette espèce, mais je suppose que le mécanisme doit être le même que chez les autres *Natantia*. Les *Athanas* mâles mangent presque toujours leur exuvie dont ils ne laissent que les parties trop dures : extrémités des pinces, dernier segment abdominal avec le telson et les uropodes. Peut-être est-ce là une source de calcaire qui sert au durcissement de la nouvelle carapace. D'autres Crustacés mangent également leurs exuvies, tels les Gammarus (LE ROUX, 1933), les Homards (PAUL et SHARPE, 1916).

Les *Athanas* durcissent extrêmement vite et, au bout de quelques heures, ils ont repris leur consistance normale. Les femelles qui ont mué récemment sont d'un beau bleu pâle, puis leur couleur devient de plus en plus foncée et, au bout de quelques jours, évolue vers le brun. Les mâles sont aussi bleu pâle immédiatement après la mue, mais une heure ou deux suffisent pour qu'ils reprennent leur teinte vert d'eau.

D'autre part, chez toutes les espèces étudiées, les femelles ovigères muent immédiatement après l'éclosion des œufs. Pour les *Leander serratus*, les *L. squilla* et les *Crangon*, le laps de temps entre l'éclosion des jeunes et la mue de la femelle est de 2 jours environ ; pour les *Athanas* et les *Hippolytidae*, il est de l'ordre d'une douzaine d'heures. Pour les deux derniers genres, les larves éclosent à la fin de la journée et le lendemain matin, la femelle a mué, est prête à être ou a été fécondée. La ponte s'effectue immédiatement après l'accouplement.

CHAPITRE II

FRÉQUENCE DES MUES

HISTORIQUE.

De tous les Décapodes, il semble bien que ce soient les Crevettes qui muent le plus fréquemment. En effet, d'après APPELLÖF (1909), le Homard, après avoir mué 5 à 6 fois l'année de son éclosion, mue 4 fois la seconde année, 2 fois durant les 3^e, 4^e et 5^e années, puis, par la suite, une seule fois par an. Les chiffres de SMITH (1933) sont à peu près les mêmes : 7 mues la 1^{re} année, 5 la 2^e année, 2 les 3^e et 4^e années, puis 1 mue par an. PEARSON (1908) rapporte les données suivantes relatives au *Cancer pagurus* : année de l'éclosion : 8 mues ; 2^e année : 2 mues ; 3^e année : 2 mues ; 4^e année : 1 mue ; 5^e année : 1 mue, et ensuite alternativement une année sans mue et une année avec une seule mue. Après 9 ans, la femelle muerait tous les 3 ans, le mâle tous les 2 ans. CHANTRAN (1871) constate que l'Écrevisse mue 6 à 7 fois la 1^{re} année, 3 à 4 fois la 2^e année. Ensuite, les femelles muent une fois par an (à chaque ponte), les mâles deux fois par an. WRIGHT (1930) observe que le mâle du Tourteau mue plus souvent que la femelle, une fois la maturité sexuelle atteinte. ELMHIRST (1930) évalue également à un an l'intervalle de mue pour des Homards de grande taille. Il divise cet intervalle en 3 périodes : immédiatement avant la mue, une période ("pre-moult phase") de 2 à 4 semaines, pendant laquelle la nouvelle carapace se forme sous l'ancienne ; immédiatement après la mue, une période ("post-moult") de 30 jours, durant laquelle la nouvelle carapace se durcit ; enfin, entre ces deux périodes, "the inter-moult".

Pour les *Natantia*, les seuls renseignements concernant la fréquence des mues sont ceux de STORROW signalés par MEEK (1918). Les chiffres de cet auteur sont relatifs à une autre espèce que celle que j'ai étudiée ; il s'agit de *Leander adspersus fabricii*.

D'après STORROW, un exemplaire qui a vécu 6 ans et 3 mois aurait mué 43 fois. Les conditions d'élevage n'ont pas été précisées. Or, nous verrons plus loin que le maintien d'animaux en aquarium influence de façon sensible la périodicité de leurs mues. Il est donc à prévoir qu'une aussi longue captivité a dû modifier considérablement les intervalles de temps entre les mues. D'autre part, l'examen des chiffres fait ressortir des irrégularités et des

anomalies. Pour ces différentes raisons, les données fournies par cet auteur me paraissent très sujettes à caution, d'autant plus que MORTENSEN (1897) estime que la durée de vie des *Leander adpersus fabricii* est de 2 ans pour les mâles et de 3 ans pour les femelles.

Accessoirement, dans des travaux traitant de la régénération, on trouve des chiffres relatifs à l'intervalle de temps séparant les périodes de mue de quelques Crevettes. Il s'agit encore d'animaux captifs et soumis à des traitements expérimentaux susceptibles de troubler leur physiologie normale (ZELENY, 1909; STEELE, 1908).

A. — *Leander serratus*.

En ce qui concerne *L. serratus*, les premières mues larvaires ont été suivies par WEBB (1921), SOLLAUD (1923) et GURNEY (1924). Le tableau A résume les observations de SOLLAUD. Il donne une idée du développement larvaire de ces Crevettes et de la durée des différents stades.

TABLEAU A

STADE	PHASE	TAILLE	DURÉE	REMARQUES
I	<i>Zoea</i>	3,8 mm.	4 à 5 jours	Les maxillipèdes seuls sont bien développés.
II	<i>Promysis</i>	4,2 mm.	4 à 5 jours	Développement des 1 ^{re} et 2 ^e paires de pattes.
III	idem.	4,4 ou 4,5 mm.	4 à 5 jours	Développement des uropodes.
IV	idem.	4,6 mm.	5 à 6 jours	Les 3 ^e et 4 ^e paires de péréiopodes deviennent fonctionnels.
V	idem.	4,5 à 5,4 mm.	5 ou 6 jours	Les péréiopodes I et II sont devenus des chélipèdes.
VI VII VIII	<i>Mysis</i>		5 à 6 jours ■ ■	Les exopodites des péréiopodes (4 premières paires) sont tous fonctionnels. Les pléopodes se sont allongés et portent l' <i>appendix interna</i> . Les flagelles des antennes se segmentent.

Ces observations ont été faites sur des larves maintenues en captivité. L'élevage n'a pas été sans influencer la durée du développement et sans occasionner des anomalies. SOLLAUD, lui-même, reconnaît n'avoir trouvé dans la nature qu'un stade *Mysis* qui, en une seule mue, donnerait immédiatement le stade post-larvaire.

GURNEY ramène ces différents stades au nombre de 5 ; le dernier comprendrait l'intervalle de 2 mues.

La taille des larves provenant d'élevages diffère également de celle des larves pêchées directement dans la nature. En effet, d'après les mensurations de SOLLAUD, les derniers stades pris dans la nature ont de 9,5 mm. à 10,8 mm. environ ; la plus grande taille obtenue après élevage en aquarium est de 10 mm.

Pour compléter cette étude, j'ai suivi des *L. serratus* jeunes et adultes, durant les mois de juin à septembre.

La connaissance de l'intervalle de temps entre les mues résulte, d'une part, de l'observation du temps maximum que mettent à effectuer leur première mue, des animaux gardés en aquarium. Elle résulte, d'autre part, de l'observation des mues successives d'animaux également maintenus en captivité.

Quelques instants après leur capture, des animaux sont mesurés comme il a été dit plus haut et isolés en aquarium jusqu'à leur prochaine mue. Les temps maxima ont été rassemblés dans le tableau B.

TABLEAU B

TAILLE	JUIN	JUILLET	AOUT	SEPTEMBRE
10 à 20 mm.	8 jours	8 jours	9 jours	—
20 à 40	10	10	11	12 à 13 jours
40 à 50	13	13	13	15
50 à 65	15	15	15	16 à 18
au-dessus de 65	16	16	16 à 18	20 à 25

D'autre part, un certain nombre d'animaux pêchés au début de l'été ont été suivis durant toute la saison, de façon à étudier les mues successives. Les résultats notés, relatifs à des *L. serratus* de différentes tailles, figurent dans le tableau C. Les chiffres retenus sont ceux qui se sont montrés de beaucoup les plus fréquents, d'après l'observation d'un nombre considérable d'individus et au cours de plusieurs étés.

TABLEAU C

TAILLE	2 ^e MUE	3 ^e MUE	4 ^e MUE
10 à 20 mm.	8 jours	9 jours	9 jours
20 à 40	12	13	13
40 à 50	14	15	15 à 16
50 à 65	16	16 à 18	18 à 20
au-dessus de 65	18	20	21

Dans certains cas, et sans qu'il m'ait été possible d'en identifier la cause, des *L. serratus* ont mis un temps anormalement long à muer. Le temps normal peut être parfois doublé. Ces cas sont assez rares, mais se sont présentés deux fois au cours de mes expériences. En plein milieu du mois d'août, un *Leander* de 52,5 mm. a mis 28 jours pour effectuer sa mue. Une autre année, un *Leander* de 39 mm. a mis 31 jours.

Une lumière intense, maintenue pendant plusieurs nuits et éclairant directement l'aquarium, peut retarder le rejet de la carapace de plusieurs jours.

J'ai également constaté que, lorsqu'un animal se trouvait être sérieusement amputé (rostre, telson, uropodes), la mue subséquente était toujours quelque peu retardée. Par contre, les amputations faites au cours de mes expériences de régénération, soit d'un péréiopode, soit de plusieurs à la fois, n'ont jamais occasionné de retard dans la périodicité des mues de l'animal. Lorsque les ablations sont effectuées entre l'insertion de la patte et le plan de moindre résistance, il arrive que le rejet de la carapace se fasse avec un ou deux jours de retard. Dans beaucoup de cas, le retard est donc en relation avec une hémorragie abondante.

D'autre part, l'individualité de la Crevette entre également en jeu. La suppression du rostre, par exemple, peut occasionner un retard sensible chez l'une (4 à 5 jours), tandis que ce même traumatisme exercé sur une bête de taille semblable, élevée dans les mêmes conditions, n'engendre qu'un retard de 1 ou 2 jours.

Au mois de juin (1), j'ai encore pêché quelques femelles ovigères qui, durant plus d'un mois, ont continué à incuber leurs œufs en aquarium. Ces femelles n'ont mué que deux ou trois jours après l'éclosion des *Zoea*.

(1) D'après SOLLAUD (1916), on peut trouver des femelles ovigères pendant la plus grande partie de l'année. Elles ne font entièrement défaut qu'à la fin de l'été et au début de l'automne.

Des expériences sur l'influence de l'inanition m'ont montré que des animaux privés de nourriture immédiatement après le rejet de l'exuvie, muent à nouveau sans retard appréciable après une quinzaine de jours. Par contre, il n'en est pas ainsi pour la seconde mue. En effet, l'animal présente un état de faiblesse très accentuée, la mue tarde à se produire et la mort survient avant que l'animal se soit débarrassé de son revêtement externe. Le *Leander* que j'ai pu garder le plus longtemps privé de toute nourriture a survécu 42 jours ; il a mué au bout de 17 jours et est mort sans avoir pu rejeter une seconde fois sa carapace. Les autres *Leander*, élevés dans les mêmes conditions, ont survécu 22, 26, 29 et 33 jours et ont également gardé toute leur vitalité jusqu'à leur première mue ; après celle-ci, leur état général est devenu de plus en plus déficient.

Les Crevettes supportent moins longtemps le jeûne que bien d'autres Crustacés Décapodes. GRAVIER (1920) a observé qu'un *Carcinus maenas* maintenu à l'humidité, sans aucune espèce de nourriture solide, a vécu 126 jours. MOORE et HERDMAN (1914) ont élevé des Homards durant 7 mois, sans leur donner à manger, et ceux-ci n'ont même pas diminué de poids.

B. — *Leander squilla*.

Le développement larvaire de *L. squilla* a été suivi notamment par WEBB (1921) et GURNEY (1924). Comme chez les autres Crevettes, les trois premiers stades sont bien définis, tandis que les suivants peuvent être prolongés par des mues supplémentaires dues aux conditions peu favorables de la vie en aquarium. Dans l'ensemble, le développement est semblable à celui de *L. serratus* ; toutefois, à un même degré de différenciation la taille des larves de *L. squilla* est toujours moindre. La pigmentation des larves de ces deux espèces constitue également un caractère distinctif : la larve de *L. serratus* a une teinte générale rouge et jaune avec des raies transversales sur la première partie de l'abdomen, la larve de *L. squilla* est plus transparente avec, sur le dos, quelques chromatophores rouges dont trois disposés sur le troisième segment abdominal, un sur le cinquième segment et un à la base du telson.

Des animaux de différentes tailles ont été mesurés et isolés en aquarium, immédiatement après avoir été pêchés. La première mue en captivité s'est effectuée au bout des temps maxima figurant au tableau D.

TABLEAU D

TAILLE	JUIN	JUILLET	AOUT	SEPTEMBRE
10 à 20 mm.	10 jours	10 jours	10 jours	—
20 à 30	12	12	13	14 jours
30 à 40	14	14	16	18

Il est plus difficile d'établir la périodicité moyenne des mues pour cette espèce. En effet, durant les mois d'été, les individus supérieurs à 30 mm. sont presque exclusivement des femelles ovigères. Or, dans ces conditions, l'intervalle de temps entre deux mues est considérablement modifié. D'autre part, les mâles adultes sont petits et plus rares que les femelles. Comme cette espèce est sensiblement plus petite que *Leander serratus*, il n'est pas étonnant qu'elle ait, à taille égale, une périodicité de mue plus longue.

La durée de l'incubation est de 32 à 35 jours, suivant la température de l'eau. Les femelles ovigères muent, en général, deux jours après l'éclosion des larves. L'animal est immédiatement fécondé et effectue une nouvelle ponte.

C. — *Crangon crangon*.

Le développement larvaire des *Crangonidae* a été étudié par WEBB (1921), GURNEY (1924), LEBOUR (1932). D'après WEBB, le dernier stade larvaire a une taille inférieure à 4,7 mm. GURNEY a ramené à 5, le nombre de ces stades.

Mes observations ont porté sur des *Crangon* jeunes et adultes de toutes tailles. Dans le tableau E, j'ai résumé les temps maxima au bout desquels ont mué, pour la première fois, des exemplaires pris dans la nature et isolés en aquarium après mensuration.

TABLEAU E

TAILLE	JUIN	JUILLET	AOUT	SEPTEMBRE
10 à 20 mm.	6 jours	7 jours	7 jours	9 jours
20 à 30	8	8	9	10
30 à 40	10	10	11	12
40 à 50	12	12	13	14
50 et plus	12	13	13	15

D'autre part, les données numériques les plus fréquentes concernant les mues successives de *Crangon* ont été condensées dans le tableau F.

TABLEAU F

TAILLE	2 ^e MUE	3 ^e MUE	4 ^e MUE
10 à 20 mm.	8 jours	9 jours	9 jours
20 à 30	9	9	11
30 à 40	10	10	12
40 à 50	13	14	15
50 et plus	13	15	16

Ces durées sont, ici encore, celles qui ont été le plus fréquemment notées d'après l'observation d'un nombre considérable d'individus, au cours de plusieurs étés.

Remarques :

1. — Des traumatismes plus ou moins importants, exercés sur les péréopodes, n'ont apporté aucun retard sensible dans la périodicité des mues de l'animal.

2. — Les femelles ovigères (1) pêchées en juin et en juillet ont continué à incuber en aquarium. Dans ces conditions, le temps maximum enregistré pour la mue est de 4 semaines, et le rejet de l'exuvie ne se produit que le surlendemain de l'éclosion des larves.

3. — Un éclairage intense, au cours de la nuit, a retardé d'un jour ou deux le rejet de la carapace.

D. — *Athanas nitescens*.

Le développement larvaire a été étudié et décrit par Sars (1906). Un stade supplémentaire a été observé par Webb (1921) dans le plancton. Lebour (1932) estime à 9 le nombre des stades larvaires. Le premier stade post-larvaire aurait 2,8 mm. environ.

Avec H. NOUVEL (1935), nous avons étudié la fréquence des mues chez des exemplaires dont la taille variait de 10 à 20 mm. Nos observations ont été faites à Roscoff, durant les mois de juillet, août et septembre.

A cette époque de l'année, toutes les femelles supérieures à 12 mm. sont

(1) EHRENBaum (1890) signale deux périodes de ponte, d'avril à juin et d'octobre à novembre.

ovigères. Quelle que soit leur taille, l'intervalle de temps séparant deux mues consécutives est toujours de 15 à 17 jours. Le rejet de l'exuvie a lieu au cours de la nuit qui suit l'éclosion des larves. La copulation se fait tout de suite après, et la femelle effectue une nouvelle ponte.

En ce qui concerne les mâles, les choses se passent de façon différente, et l'intervalle de temps séparant deux mues successives dépend essentiellement de la taille. En effet, tandis que des exemplaires de 10 mm. muent tous les 8 jours, de grands mâles de 20 mm. ne le font que tous les 15 jours. Le tableau G condense les résultats numériques de nos observations.

TABLEAU G

TAILLE EN MM.	10 à 12	12 à 14	14 à 16	16 à 18	Au-dessus de 18
MALES	8 jours		9 jours	10 jours	11 à 15 jours
FEMELLES . . .		← 15 à 17 jours →			

Remarques.

1. — Nous avons constaté que la fréquence des mues, chez les *Athanas*, n'est nullement influencée par la vie en captivité. Le laps de temps séparant deux mues consécutives est le même après deux mois de vie en aquarium.

2. — L'amputation des pinces n'a pas influencé la périodicité des mues.

E. — *Hippolytidae*.

SARS (1911) attribue 5 stades larvaires aux *Hippolytidae*. WEBB (1921) l'a confirmé. Pour ces auteurs, les larves de *Spirontocaris cranchi* et d'*Hippolyte varians* seraient identiques. LEBOUR (1932) a montré qu'il n'en était pas ainsi. Le développement de *S. cranchi* comporterait 9 stades larvaires bien différents de ceux d'*Hippolyte varians* qui ne sont effectivement qu'au nombre de 5. Le plus petit *S. cranchi* post-larvaire aurait une taille de 4,8 mm.

Je n'ai fait que quelques observations sur les espèces de cette famille et je ne puis établir de tableaux numériques. L'étude de ces animaux est délicate à cause de leur petite taille et de leur extrême sensibilité. J'ai cependant noté les résultats qui suivent :

a) *Hippolyte varians*. La taille des mâles dépasse rarement 15 mm. Les

femelles, plus grandes en général (jusqu'à 25 mm.), sont toutes ovigères durant les mois où je les ai étudiées.

Des mâles de 10 à 11 mm. ont mis 11 jours pour effectuer leur seconde mue en aquarium.

L'intervalle de temps entre deux mues successives (durée d'incubation) est de 13 jours pour les femelles ovigères. Les larves éclosent à la fin de la journée ; les femelles muent dans la nuit et, le lendemain, elles portent de nouveau des œufs.

b) *Spirontocaris cranchi*. Des mâles de 11 à 13 mm. ont mis 11 jours à muer une seconde fois en captivité.

Des femelles ovigères mettent 12 à 13 jours pour incuber leurs œufs.

CONCLUSIONS

Des observations et données numériques qui précèdent, on peut conclure que :

1. — L'intervalle de temps séparant deux mues successives (au moins en ce qui concerne *Leander serratus*, *Leander squilla*, *Crangon crangon*), augmente à la fin de la saison d'été. Cette augmentation est proportionnelle à l'écart de temps qui sépare deux mues au début de l'été ; si elle est de 1 jour pour les petits individus, elle est de deux à quatre jours pour les plus grands.

2. — A des époques comparables, toujours pour les 3 espèces les mieux étudiées, l'intervalle de temps séparant deux mues consécutives augmente avec la taille, c'est-à-dire, avec l'âge des animaux.

3. — En captivité, dans les conditions que j'ai définies, la fréquence des mues est sensiblement la même que dans la nature. Les retards après deux ou trois mues sont de deux à trois jours, mais la saison en est en général la cause.

4. — Dans certains cas : incubation, inanition, traumatismes très importants, etc., la périodicité des mues peut subir des perturbations.

5. — En ce qui concerne les femelles ovigères, la mue est prolongée de façon à coïncider avec la durée du développement embryonnaire des larves.

CHAPITRE III

CROISSANCE

Il est bien connu que, chez les Arthropodes, la croissance présente un caractère très particulier en relation avec l'existence d'un revêtement rigide. Tandis que l'accroissement pondéral est continu, l'accroissement linéaire se produit seulement après le rejet de l'enveloppe chitineuse, alors que les tégu-ments sont encore mous.

A. — *Leander serratus*.

Pour étudier la croissance dans des conditions aussi naturelles que possible, j'ai procédé de la façon suivante : des animaux mesurés immédiatement après leur capture, sont maintenus en aquarium. Ils sont rejetés s'ils ne muent pas dans les 48 heures qui suivent leur mise en observation.

J'ai observé des *Leander* dont la taille variait de 10 à 90 mm. J'ai indiqué dans le tableau H l'accroissement linéaire d'animaux groupés par catégories de tailles. Les différentes colonnes correspondent non pas à une variation continue d'accroissement, mais représentent seulement des termes entre lesquels celui-ci peut prendre une valeur quelconque. On remarquera que l'accroissement qui est environ du 1/10 de la taille chez les individus jeunes, devient de plus en plus petit lorsqu'on considère des exemplaires de plus en plus âgés.

TABLEAU H

TAILLE EN MM.	10 à 20	20 à 30	30 à 40	40 à 50	50 à 80	80 à 90
ACCROISSEMENT EN MM.	1,0 à 2,0	2,0 à 3,0	2,5 à 3,5	3,0 à 3,5	3,5 à 4,0	2 à 3

D'autre part, j'ai voulu comparer l'accroissement naturel à celui d'animaux élevés en aquarium et nourris comme il a été dit plus haut. De mes mesures, il résulte qu'une captivité de quelques jours influe déjà notablement sur la croissance. Cette influence apparaît encore plus nettement si l'on considère la croissance aux mues successives. Les résultats concernant quelques *Leander*

de tailles très différentes ont été groupés dans la tableau I. L'accroissement à la première mue peut être considéré comme normal, car je n'ai retenu que les chiffres relatifs à des Crevettes qui ont mué moins de 48 heures après leur mise en captivité.

TABLEAU I

TAILLE A LA CAPTURE	ACCROISSEMENTS SUCCESSIFS			
	1 ^{re} MUE	2 ^e MUE	3 ^e MUE	4 ^e MUE
26 mm.	2,0 mm.	1,5 mm.	1,0 mm.	
34	3,2	2,5	1,5	1,5 mm.
49	3,6	2,25	2,0	1,5
57,5	3,0	2,5	1,8	
69	3,8	3,0	2,0	2,0
85	4,0	3,2	2,1	1,25

Il apparaît, au simple examen du tableau I, que les perturbations apportées à la croissance, par la vie en captivité, sont assez considérables.

Anomalies.

La mue qui suit l'incubation se produit sans qu'il y ait un accroissement de taille : des femelles de 52 mm., 57 mm., 62 mm., ont mué sans présenter la moindre augmentation de taille.

J'ai signalé plus haut que, dans certains cas, la mue se trouvait retardée. Dans de telles conditions, on constate que l'accroissement est toujours p'us considérable qu'après un temps normal. Un *Leander* de 58 mm., au lieu de muer après une quinzaine de jours comme tous les individus de sa taille, n'a mué que 28 jours après sa mise en aquarium : son accroissement a été de 4,5 mm. au lieu de 2,5 à 3 mm.

Une amputation importante a pour conséquence de retarder la mue et, lorsque celle-ci se produit, l'accroissement linéaire de l'animal est toujours majoré d'une quantité proportionnelle au retard.

La croissance chez des *Leander* mis à jeûner au moment où ils rejetaient leur exuvie, est nulle à la mue suivante. Mes expériences ont porté sur des animaux de 49, 53 et 65 mm. ; la première mue s'est produite respectivement au bout de 15, 16 et 21 jours.

B. — *Leander squilla*.

Quelques mesures, effectuées sur des *Leander squilla*, m'ont donné des

résultats en parfait accord avec ceux obtenus sur les différentes espèces étudiées. La différence essentielle avec les *L. serratus* est, qu'à taille égale, la croissance est moindre. Cela s'explique par le fait que *L. squilla* est une espèce plus petite; la maturité sexuelle est atteinte à une taille plus faible. Tandis que chez *L. squilla*, les mâles sont mûrs dès que la taille atteint 26 à 28 mm., chez *L. serratus*, les mâles mûrs ont au moins 35 mm. D'autre part, des femelles ovigères de 30 mm. sont abondantes chez *L. squilla*; chez *L. serratus*, les plus petites que j'ai rencontrées avaient 42 mm.

C. — *Crangon crangon*.

Mes recherches ont porté sur des *Crangon* dont la taille variait de 5 à 60 mm. La croissance à la mue a été étudiée comme il a été dit pour *Leander serratus*. Dans le tableau J, les deux valeurs indiquées pour les accroissements correspondent encore à des termes entre lesquels on peut rencontrer toutes les valeurs possibles.

TABLEAU J

TAILLE EN MM.	5 à 10	10 à 20	20 à 30	30 à 40	40 à 50	50 à 60
ACCROISSEMENT EN MM.	1,0 à 1,5	1,5 à 2,0	2,0 à 2,5	2,5 à 2,0	2,0 à 1,5	1,5 à 1,0

De l'examen du tableau J, il ressort que l'accroissement, supérieur au 1/10 chez les petits exemplaires, décroît rapidement et régulièrement avec la taille, c'est-à-dire avec l'âge des animaux. Il atteint seulement le 1/60 de la taille chez les très grands individus supérieurs à 60 mm.

L'influence de la vie en aquarium a également été étudiée. Dans le tableau K, on trouvera les chiffres relatifs à 4 individus de tailles très différentes et qui ont mué 4 fois en captivité. L'importance de la perturbation est comparable à celle qui a été notée plus haut pour *Leander serratus*.

TABLEAU K

TAILLE A LA CAPTURE	ACCROISSEMENTS SUCCESSIFS			
	1 ^{re} MUE	2 ^e MUE	3 ^e MUE	4 ^e MUE
10 mm.	1,5 mm.	1,0 mm.	0,5 mm.	0,5 mm.
35	2,8	2,0	1,5	1,0
46	3,0	2,1	1,2	0,5
61	1,5	1,0	1,0	0,5

D. — *Athanas nitescens*.

Avec H. NOUVEL (1935), nous avons étudié la croissance chez *Athanas nitescens*. L'accroissement de taille entre deux mues consécutives est très difficilement appréciable. Il est inférieur ou égal à la précision de notre procédé d'évaluation. Aussi, pour détourner la difficulté et obtenir malgré tout des résultats ayant un sens, nous avons évalué la croissance après plusieurs mues. Ce procédé présente l'inconvénient de ne permettre l'étude que d'un nombre assez restreint d'individus. Il est cependant le seul utilisable dans le cas d'animaux de la taille des *Athanas*.

Pour les mâles nous avons noté les chiffres suivants :

Un exemplaire de 10,5 mm. a grandi, en 4 mues (32 jours), de 0,75 mm.

Un exemplaire de 17,5 mm., en 4 mues (41 jours), a grandi de 0,5 mm.

Un exemplaire de 19 mm., en 4 mues (46 jours), a grandi d'un peu plus de 0,25 mm.

Nous rappellerons que la taille maximum d'un *Athanas* adulte est de 20 mm. environ.

Les femelles que nous avons suivies, dans les mêmes conditions, n'ont accusé aucune croissance sensible, au bout de plusieurs mues. Mais, nous avons signalé plus haut qu'elles étaient ovigères et l'accroissement de taille s'effectue, sans doute, pendant la période de l'année durant laquelle elles n'incubent plus.

Cette observation corrobore celle faite sur les *Crangon* et les *Leander* dont la croissance est également nulle pendant les mues de reproduction.

Nous pouvons conclure de notre étude que le taux de croissance pour les *Athanas* mâles est du même ordre que celui des autres Crevettes étudiées.

DISCUSSION

Mes résultats diffèrent notablement de ceux qui ont été observés chez les autres Arthropodes. Les auteurs trouvent que, à chaque mue, l'accroissement linéaire est environ du quart de la taille. BROOKS (1887) pour les Crustacés ; DYAR (1890), PRZIBRAM et MÉGUSAR (1912), BODENHEIMER (1927) pour les Insectes, croient voir dans la loi de croissance une progression géométrique dont certains termes peuvent manquer. TEISSIER (1931) confirme la règle de croissance de DYAR et dit que les longueurs successives d'un Arthropode représentent les termes d'une progression géométrique dont la raison est fréquemment égale à $\sqrt[3]{2}$. TEISSIER admet l'application de cette règle pour des animaux dont le nombre de stades du développement est restreint ou, pour les premiers stades, dans le cas où la croissance s'effectue sur un grand nombre de mues. LE ROUX (1933), chez *Gammarus Duebeni*, trouve que les longueurs successives des exuvies forment une progression géométrique de raison 1,16 pour les 13 premières exuvies d'un lot de femelles et les 8 premières d'un lot de mâles.

Chez les Crevettes, il ne saurait être question de progression géométrique. En effet, à chaque mue, le quotient de la taille nouvelle par la taille précédente décroît constamment. L'âge de l'organisme apparaît donc comme un facteur qui régit la croissance de l'animal.

L'examen des tableaux qui précèdent permet de constater que, chez les *Crangon*, le taux d'accroissement est voisin de 0,25, mais il décroît rapidement et, jusqu'à la période de maturité sexuelle, il reste voisin de 1/10. Chez les *Leander*, le taux de croissance, une fois la maturité sexuelle atteinte (entre 40 et 50 mm.), est inférieur à 1/10.

Mes résultats doivent être comparés à ceux de MACKAY (1929), par exemple. Cet auteur éleva pendant 1 an des petits Homards et trouva les accroissements suivants : 1,11 inch pour des animaux de 2,86 à 3,97 i. ; 1,15 i. pour des tailles de 3,60 à 4,75 i. ; 1,17 pour des Homards de 4,53 à 5,70 i.

ARATO TERAIO (1928), dans son analyse mathématique des travaux de HADLEY, fait remarquer que, chez *Homarus americanus*, le taux de croissance diminue nettement une fois que le Homard approche de sa taille définitive. ELMHIRST (1930) a rassemblé des données numériques, de MEEK (1918) notamment, se rapportant à la croissance linéaire de quelques

Homards. De ce travail, il résulte que l'accroissement de taille diminue constamment depuis le stade *zoea*. L'auteur donne d'ailleurs une courbe de croissance dont l'inclinaison s'atténue de plus en plus avec l'âge des animaux. Enfin, SHOU-CHIE YU trouve, pour des *Potamon denticulatus* de 16 à 32 mm., un taux de croissance approchant de 1/10.

En ce qui concerne les Crevettes, je signalerai que, pour une même taille et dans des conditions naturelles ou artificielles, l'accroissement à la mue peut présenter des variations individuelles notables. Toutefois, cette variation n'est jamais supérieure à 1 mm., c'est-à-dire au 1/3 de l'accroissement possible.

D'autre part, des *Leander* maintenus dans un état d'inanition complète ont mué sans accroissement de taille. Même lorsque le jeûne ne dure pas plus de 8 jours, la Crevette mue et ne grandit pas.

En ce qui concerne des anomalies dans le taux de croissance, PRZIBRAM (1907) a remarqué que la Crevette *Typton* ne décelait aucune croissance à la mue si elle était privée de nourriture.

D'autres auteurs, pour des Crustacés appartenant à différents groupes, ont signalé l'existence de mues non accompagnées de croissance. Il s'agit généralement du résultat de conditions expérimentales telles que : modifications chimiques du milieu, action de facteurs physiques, etc. J'en rapporterai un exemple : LE ROUX (1931) a constaté que des Gammarus de sexe mâle, à la suite d'une irradiation au bromure de radium, ont mué sans accroissement de taille.

CONCLUSIONS

1° Le taux de croissance des Crustacés *Natantia* est inférieur à celui qui a été observé chez les autres Arthropodes.

2° Le taux de croissance diminue de plus en plus après que l'animal a atteint la maturité sexuelle.

3° La loi de croissance n'est pas une progression géométrique.

4° Le taux de croissance est considérablement réduit par la vie en aquarium. La perturbation apportée est telle qu'elle rend impossible l'étude d'une croissance individuelle normale aux mues successives.

5° Le taux de croissance, toutes choses égales d'ailleurs, varie en raison directe de l'intervalle de temps séparant deux mues consécutives.

6° La mue n'est pas un phénomène étroitement lié à la croissance. Dans certains cas (mues de reproduction, inanition, conditions anormales, etc.), la mue s'effectue sans qu'il y ait accroissement de taille.

CHAPITRE IV

APPLICATION A L'ÉTUDE DE LA LONGÉVITÉ
DES CREVETTES

En se basant sur les résultats qui ont été exposés plus haut, il est possible de se faire une idée de la durée de vie de quelques Crevettes. Cette connaissance n'est, évidemment, qu'approximative. Cependant, si l'on considère les périodes durant lesquelles les femelles incubent, la durée d'incubation (variable avec la saison), le temps que mettent les larves à atteindre leur premier stade post-larvaire, la fréquence des mues, la croissance, et si, à titre de vérification, on tient compte également des tailles les plus fréquentes rencontrées à certaines époques de l'année, des tailles maxima des mâles et des femelles, on peut conclure avec une approximation très suffisante.

A. — *Leander serratus*.

Au début de l'été, à Roscoff, dans les flaques laissées par la mer descendante, on trouve en abondance de très jeunes " Bouquets " dont les plus petits mesurent de 10 à 11 mm. Il s'agit là des premiers stades post-larvaires. En effet, il est connu que les femelles de *L. serratus* incubent toute l'année, excepté à la fin de l'été et au début de l'automne. J'ai pu observer que l'incubation, au printemps, dure 5 semaines environ.

Prenons, à titre d'exemple, une de ces petites Crevettes qui, au début de juin, mesure 10 mm. A cette taille et à cette époque de l'année, les *Leander* muent en moyenne tous les 10 jours puis, vers la fin de la saison d'été, tous les 12 jours. Le 1^{er} octobre, la jeune Crevette, après 11 mues environ, aura atteint une taille approximative de 26 mm. J'ai évalué à 4 mois la période de l'année où les mues sont les plus fréquentes (début de juin à début d'octobre). Les mues étant plus espacées au cours des autres mois de l'année, on peut admettre que leur nombre, jusqu'au mois de juin de l'année suivante, est égal à 10 environ. Je me base sur les quelques chiffres obtenus aux mois d'octobre, de mars et d'avril. Cela nous amène, vers le 1^{er} juin, à une taille de 51 mm. Effectivement, c'est la taille autour de laquelle oscillent les *Leander* moyens que l'on pêche à cette époque. Au début d'octobre la taille de la Crevette considérée sera de 75 mm. environ. En raisonnant comme plus haut et en tenant compte du fait que les mues deviennent moins fréquentes chez les animaux plus âgés, on peut estimer à 5 le nombre des

mues jusqu'au mois de juin suivant. Ceci porte la taille de la Crevette aux environs de 90 mm. Ces considérations sont condensées dans le tableau L. Les accroissements envisagés correspondent à ceux considérés comme normaux dans la nature.

TABLEAU L

DATE		TAILLE AU DÉBUT DU MOIS	NOMBRE DE MUES (MINIMUM)	ACCROISSEMENT TOTAL (MINIMUM)
1 ^{re} année	juin	10 mm.	3	1 mm. $\times$ 3 = 3 mm.
	juillet	13	3	1,5 $\times$ 3 = 4,5
	août	17,5	3	1,5 $\times$ 3 = 4,5
	septembre . . .	22	2	2 $\times$ 2 = 4
	octobre	26	10	2,5 $\times$ 10 = 25
2 ^e année	juin	51	2	3 $\times$ 2 = 6
	juillet	57	2	3,5 $\times$ 2 = 7
	août	64	2	3,5 $\times$ 2 = 7
	septembre . . .	71	1	3,5
	octobre	74,5	5	3 $\times$ 5 = 15
3 ^e année	juin	89,5		

Dans de nombreux lots de plusieurs centaines de Crevettes récoltées à différentes époques de l'année, je n'ai rencontré qu'un très petit nombre de mâles dépassant 65 mm. La taille maximum enregistrée (L. NOUVEL, 1934) pour ce sexe est de 71 mm. D'après le tableau L, la durée de vie d'un *Leander serratus* mâle est donc généralement de 2 ans.

Les femelles de 80 mm. environ sont fréquentes ; celles de 90 mm. sont beaucoup plus rares. La taille maximum est de 106 mm. On peut donc conclure que les femelles de *Leander serratus* vivent au moins 3 ans. En effet, le tableau L, qui convient très bien pour les mâles, représente des valeurs de croissance qui, pour les femelles, doivent être trop fortes, en ce sens que les espaces de temps entre les mues de reproduction ont une durée plus longue et que, de plus, ces mues ne sont pas accompagnées d'un accroissement de taille.

Il est possible que certains exemplaires puissent atteindre la quatrième année.

Je rappellerai que, chez une espèce très voisine, *Leander adspersus* (RATHKE)

var. *fabricii* (RATHKE), MORTENSEN (1898) estime la durée de vie des femelles à 3 ans et celle des mâles à 2 ans.

B. — *Leander squilla*.

Si l'on considère un *L. squilla* dont l'éclosion a eu lieu en mai et qui arrive au premier stade post-larvaire au début de juin, il aura une taille de 26 à 28 mm. au mois d'octobre. Par conséquent, les plus jeunes femelles ovigères rencontrées en juin de l'année suivante, sont des femelles d'un an (30 à 40 mm.). Pendant la saison où les mues sont les plus fréquentes pour les mâles (printemps et début de l'été), les femelles sont constamment ovigères. Comme l'incubation dure de 5 à 6 semaines, et que les mues de reproduction ne s'accompagnent pas d'accroissement de taille, ces femelles grandissent très peu en un an. C'est pourquoi, je pense que les femelles ovigères de 50 à 55 mm., dont le pourcentage est très élevé en juin-juillet, sont des Crevettes qui entrent dans leur troisième année d'existence. J'ai rencontré un seul exemplaire de 61 mm., il est possible que cet animal était dans sa quatrième année.

Les mâles sont sexuellement mûrs à 28 mm. La plus grande taille enregistrée pour un mâle a été de 42 mm. Cette taille est atteinte au cours de la seconde année d'existence.

C. — *Crangon crangon*.

Si l'on considère, par exemple, un *Crangon* qui, vers le 1^{er} juin, effectue sa première mue post-larvaire, on peut, à l'aide de considérations analogues à celles qui précèdent, déduire la longévité approximative des Crevettes grises.

Au début de juin, la taille est donc de 5 mm. J'évalue également à 4 mois la période de l'année durant laquelle les mues sont les plus fréquentes (début de juin à début d'octobre). D'après les données des tableaux D, E, J et K, on peut estimer (tableau M) que pour le 1^{er} octobre le jeune *Crangon* aura atteint, après 14 mues, 31 mm. environ. Pour la période octobre-juin, je compte 12 mues donnant un accroissement total de 24 mm. Je me base pour apprécier la fréquence des mues, durant cette partie de l'année, sur quelques chiffres obtenus en octobre, mars et avril. Les *Crangon* de 30 à 35 mm. muent alors tous les 20 jours. Au début de la seconde année, de juin à octobre, le nombre des mues sera de 7 environ et, vers le 1^{er} octobre, la Crevette aura atteint la taille de 63 mm. D'octobre à juin, elle mue 8 fois et grandit de 8 mm. Un *Crangon* qui entre dans sa troisième année aurait donc 71 mm. environ.

Dans le tableau M, établi d'après ces données, j'ai pris soin d'estimer les intervalles de temps entre les mues et les accroissements de taille, à leur valeur minimum.

TABLEAU M

DATE		TAILLE AU DÉBUT DU MOIS	NOMBRE DE MUES (MINIMUM)	ACCROISSEMENT TOTAL (MINIMUM)
1 ^{re} année	juin	5 mm.	4	1,5 mm. $\times$ 4 = 6 mm.
	juillet	11	4	1,5 $\times$ 4 = 6
	août	17	3	2 $\times$ 3 = 6
	septembre . .	23	3	2,5 $\times$ 3 = 7,5
	octobre . . .	30,5	12	2 $\times$ 12 = 24
2 ^e année	juin	54,5	2	1,5 $\times$ 2 = 3
	juillet	57,5	2	1 $\times$ 2 = 2
	août	59,5	2	1 $\times$ 2 = 2
	septembre . .	61,5	1	1
	octobre . . .	62,5	8	1 $\times$ 8 = 8
3 ^e année	juin	70,5		

Effectivement, au début de juin, on peut trouver des jeunes *Crangon* de 5 à 6 mm. Les exemplaires de 50 à 55 mm. sont très fréquents à cette époque également. Ces derniers sont donc nés au printemps de l'année précédente. J'ai examiné des lots de *Crangon* pêchés à la senne sur des fonds sableux (Baie de Pempoul) aux très fortes marées basses. La majorité des individus avait une taille de 60 mm. environ. Le plus grand mâle observé était de 61 mm. et avait donc plus d'un an. Les femelles de 70 mm. étaient rares. Les femelles vivent au moins 2 ans et doivent, en général, mourir durant leur 3^e année d'existence.

HAVINGA (1930) donne des pourcentages de tailles pour des *Crangon* pêchés dans le Zuidersee. En ce qui concerne les femelles, celles de plus de 80 mm. représentent 0,6 % ; celles de plus de 87 mm., 0,07 % ; celles de 91 mm. 0,02 %. Quant aux mâles, un seul exemplaire sur 22.500 individus atteignait 75 mm., et les individus de plus de 70 mm. représentaient 0,03 % du total. D'après le même auteur, les *Crangon* vivent d'ordinaire 3 ans ; ceux qui ont 4 ans doivent être très rares et ne sont pêchés que loin des côtes.

CHAPITRE V

INFLUENCE DE CERTAINS PARASITES
SUR LA MUE ET LA CROISSANCE

L'influence des parasites sur la croissance et la mue des Crustacés n'a fait l'objet que d'un très petit nombre de recherches, et les conclusions des auteurs sont souvent contradictoires.

A. — *Bopyriens*.

GIARD (1887) est un des premiers auteurs qui s'intéressa à la question de l'influence du parasite sur son hôte. Il étudia surtout les modifications profondes causées par les parasites des Crustacés. Ces modifications peuvent déterminer la " castration parasitaire ". Accessoirement, cet auteur affirma que les Crustacés Décapodes infestés par des Epicarides ne muent plus.

BONNIER (1900) dans son ouvrage d'ensemble sur les *Bopyridae* écrit que l'un des effets les plus constants produit par l'infestation de l'Epicaride est de faire cesser les mues de l'hôte. L'auteur voit dans l'épuisement de l'hôte par le parasite une explication de cette inhibition. Toutefois, il ne considère pas la règle comme absolue car l'on trouve, dans certains cas, des Crabes parasités dont la mue peut encore s'effectuer; les parasites sont alors jeunes et n'exercent pas encore une action considérable sur la physiologie de l'hôte. Le même auteur cite le cas d'un *Portunus holsatus* qui était sur le point de rejeter sa carapace et qui se trouvait être infesté par un jeune Entoniscien au stade " asticot ".

PÉREZ (1923) signale la découverte de *Porcellana longicornis* parasitées par des *Pleurocrypta* et de *Pilumnus hirtellus* parasités par des *Cancricepon elegans* qui venaient tout juste de muer. Mais il s'agissait également d'hôtes hébergeant des parasites relativement jeunes. Plus tard, PÉREZ (1923) a remarqué la présence de sperme dans les oviductes d'une femelle de *Xantho floridus* infestée par de gros *Cancricepon pilula* adultes. Ceci atteste un accouplement antérieur, mais ce serait également un indice probable de mue récente. Les Crabes s'accouplent, en effet, avec des femelles molles.

Les quelques cas de mue observés jusqu'alors sur des animaux parasités, ne concernaient que des Décapodes Brachyours ou Anomours. En 1926,

CAROLI a étudié l'influence d'un Bopyre sur les périodes de mue de *Leander squilla* et est arrivé à la conclusion suivante : la présence de *Bopyrus squillarum* adulte chez *Leander squilla* ne supprime pas la mue de la Crevette.

J'ai pu observer un grand nombre de *Leander serratus* parasités par le Bopyrien *Bopyrus Fougerouxii* Gd. et Bonn., qui est très commun à Roscoff.

TABLEAU N

TAILLE DE L'HOTE	HOTES									PARASITES
	1 ^{re} MUE			2 ^e MUE			3 ^e MUE			
	t (1)	T (1)	A (1)	t	T	A	t	T	A	
mm.	Jours	mm.	mm.	Jours	mm.	mm.	Jours	mm.	mm.	
28,5	2	31,0	2,5	10	33,0	2,0	11	35,2	2,2	} Bopyrien jeune, immature.
42,5	4	45,5	3,0							
50,5	5	53,5	3,0	14	55,5	2,0	15	57,0	1,5	
51,5	12	54,0	3,5	15	56,2	2,2				
55,5	9	58,8	3,3	15	60,5	1,7	16	62,0	1,5	} Bopyrien adulte, chargé d'œufs.
57,5	13	59,2	1,7	17	60,8	1,6				
59,2	4	61,5	2,3	15	63,0	1,5				
62,0	3	64,0	2,0	16	65,0	1,0	17	66,0	1,0	
(1) t = temps. T = taille. A = accroissement.										

Remarque. — Dans le tableau N, le temps donné pour la première mue correspond au nombre de jours écoulés entre la capture et la première mue en aquarium. Les autres colonnes de temps indiquent le nombre de jours écoulés entre deux mues successives.

De l'examen de ce tableau, il résulte que :

1. — Le parasitisme externe des Bopyriens chez les Décapodes *Natantia* n'inhibe aucunement la mue, même lorsque le parasite est adulte.

2. — Si l'on compare ces chiffres à ceux que j'ai donnés plus haut, on constate que la fréquence des mues est sensiblement la même que celle des individus indemnes.

3. — La croissance des *Leander* porteurs de Bopyriens est normale.

B. — *Nectonema*.

J'ai eu la bonne fortune de rencontrer deux *Leander serratus*, l'un mâle,

l'autre femelle, parasités par *Nectonema agile* VERR. Avec H. NOUVEL (1934), j'ai fait une étude détaillée de l'évolution des parasites et de leur influence sur l'hôte. Je rappellerai que notre observation est la première en ce qui concerne la présence du *Nectonema* chez *Leander serratus* et qu'auparavant l'existence d'un tel parasite chez un Crustacé Natantia (*Palaemonetes* sp.) n'a été signalée qu'une seule fois (WARD, 1892). Depuis, Ch. PÉREZ (1935) a suggéré que l'on pouvait considérer comme un *Nectonema*, le nématoïde figuré par SPENCE BATE (Crustacés Macroures du "Challenger"), en partie engagé à l'intérieur d'un *Penaeidae* (*Gennadas parvus* Sp. B.) et que ce dernier auteur interprétait comme un ver ayant attaqué la Crevette.

J'ai résumé dans le tableau O les résultats relatifs à l'influence du parasite sur la croissance et la mue des *Leander*.

TABLEAU O

	<i>Leander</i> MALE	<i>Leander</i> FEMELLE
Date de pêche	12 juillet 1934	12 juillet 1934
Tailles.	55 mm.	46 mm.
1 ^{re} mue	21 juillet	16 juillet
Tailles.	57 mm.	47,5 mm.
Croissance	2 mm.	1,5 mm.
2 ^e mue	8 août	23 juillet
Intervalle	18 jours	12 jours
Tailles.	57,5 mm.	49 mm.
Croissance.	0,5 mm.	1,5 mm.
3 ^e mue	23 août	12 août
Intervalle	15 jours	15 jours
Tailles.	59 mm.	50 mm.
Croissance.	1,5 mm.	1 mm.
4 ^e mue	9 septembre	26 août
Intervalle	17 jours	14 jours
Tailles.	60,5 mm.	50,7 mm.
Croissance.	1,5 mm.	0,7 mm.
5 ^e mue		14 septembre
Intervalle		19 jours
Taille		51,5 mm.
Croissance.		0,8 mm.

Ces observations conduisent aux conclusions suivantes :

L'infestation ne semble pas influencer la fréquence des mues. Les chiffres mentionnés dans le tableau O sont à peu près ceux que nous avons signalés dans les tableaux concernant les Crevettes normales.

En ce qui concerne la croissance, les données numériques doivent être comparées avec celles des Crevettes non parasitées, maintenues en captivité pendant un temps aussi long. Cette comparaison montre que la croissance des *Leander* parasités est plus faible que la normale.

La présence du *Nectonema* ne nuit en rien à l'activité et à l'agilité de la Crevette. Le parasite gêne seulement de façon mécanique le développement de certains organes internes : l'estomac et l'hépatopancréas sont réduits. Chez la femelle, les ovaires sont invisibles, ce qui indique un arrêt dans le développement des organes génitaux. Chez le *Leander* mâle, l'appareil copulateur avait une conformation et une taille normales mais, chez cette Crevette, le *Nectonema* n'avait pas atteint un développement aussi avancé.

Rappelons ici que PÉREZ (1927) incline à penser que le *Nectonema* n'exerce aucune action toxique sur son hôte. Cet auteur a rencontré des femelles d'*Anapagurus* parasitées qui incubaient des œufs.

Toutefois, nous avons constaté une certaine difficulté dans les mouvements préliminaires à la mue, surtout lorsque le *Nectonema* est devenu très grand. C'est ainsi que la Crevette femelle exécutait des flexions pendant trois ou quatre jours, alors que ces efforts ne se produisent que pendant un ou deux jours chez des Crevettes indemnes.

*
* * *

En résumé, l'influence du parasitisme des Bopyriens et des *Nectonema* sur la croissance et la fréquence des mues chez *Leander* se définit de la façon suivante :

1. — Le parasitisme externe du Bopyrien ne semble pas exercer une action débilitante sur les *Leander*. Le taux de croissance et la fréquence des mues de l'hôte ne sont aucunement influencés.

2. — Le *Nectonema* ne paraît pas avoir une action toxique sur la physiologie du *Leander*. Celui-ci mue aussi souvent. La croissance de la Crevette n'est pas altérée durant les premiers stades de l'évolution du *Nectonema*, mais lorsque celui-ci a pris sa forme imaginale (aspect d'un gros cordon blanc opaque avec ses deux rangées de soies natatoires), la croissance de l'hôte diminue sensiblement,

DEUXIÈME PARTIE

LA RÉGÉNÉRATION

PREMIÈRE DIVISION : ÉTUDE MACROSCOPIQUE

HISTORIQUE

Il n'est pas question de faire ici un historique complet des travaux traitant du problème de la régénération. La bibliographie du sujet est immense, et un inventaire des ouvrages apportant une contribution à sa connaissance serait fastidieux. Une mise au point concernant la régénération dans tous les groupes zoologiques est d'autant moins nécessaire qu'elle a fait l'objet de monographies dont quelques unes sont tout à fait récentes : MORGAN (1901), KORSCHOLT (1907 et 1927), MILLOT (1931) et ABELOOS (1932).

Je m'efforcerai plutôt de broser un tableau de l'état actuel de l'étude des processus régénérateurs chez les Crustacés. Je ne ferai allusion aux autres Arthropodes que dans la mesure où les faits observés ont apporté quelque éclaircissement aux différents points de la question dont je traite plus spécialement.

Il est bien connu que les Invertébrés possèdent, en général, un pouvoir régénérateur très étendu et peuvent, le plus souvent, procéder à la restauration de leurs appendices et de leurs organes amputés. Certains sont capables de reconstituer tout leur corps à partir d'un tout petit fragment (Planaires).

En ce qui concerne les Arthropodes, la faculté de régénérer les appendices lésés est connue depuis le début du XVIII^e siècle : observations de RÉAUMUR sur les Écrevisses (1712), de BODIER sur les Crabes (1778). Chez ces animaux, l'existence d'un squelette chitineux externe et rigide, conditionne tous les phénomènes de développement (mues, métamorphoses) et donne aux processus de régénération un caractère tout à fait particulier. On est d'accord pour limiter les facultés régénératrices des Arthropodes aux antennes (OST, 1906 ; WEGE, 1911 ; PRZIBRAM, 1917 ; AGAR, 1930, etc.) et antennules (MORGAN, 1898 ; BATESON, 1900), aux yeux (HERBST, 1895 ; PRZIBRAM, 1902 ; STEELE, 1908), aux palpes (BONNET, 1928), aux mandibules (PRZIBRAM, 1907, 1917), aux branchies et trachées (HÜBNER, 1901), aux appendices locomoteurs et natatoires (BORDAGE, 1897 ; BRINDLEY, 1898 ; MORGAN, 1898, 1902 ; REED, 1904 ; EMMEL, 1904 ; ZELENY, 1905 ; FRIEDRICH, 1906), aux filaments caudaux (OST, 1906, RABES, 1907), et quelquefois à un ou deux segments du corps (LOEB, 1895 ; GODELMANN, 1901 ; HÜBNER, 1901 ; MEGUSAR, 1907 ; KŘIŽENECKÝ, 1913).

Observations relatives à l'évolution morphologique normale du régénérat.

Chez les Crustacés, les études détaillées des processus régénérateurs, et notamment celles de GOODSIR (1844), BORDAGE (1899), MORGAN (1898-1902) ont montré (parfois accessoirement) que le régénérat apparaît presque toujours sous la forme d'un bourgeon dont l'évolution varie suivant les groupes auxquels on s'adresse (1). Pour les appendices autres que les appendices locomoteurs, pour les antennes par exemple, le régénérat se développe à l'intérieur d'une chambre formée par la partie terminale du moignon et fermée par un tampon cicatriciel. Ce régénérat n'est libéré qu'à la mue (HERRICK, 1895 ; WEGE, 1911). Chez les Insectes, les Myriapodes et les Aranéides, aucune amputation n'est suivie de l'apparition externe d'un bourgeon accrescent.

Ch. PÉREZ (1932), à l'aide des données déjà existantes et d'après de nombreux échantillons recueillis par lui dans la nature, a fait une analyse des formes de bourgeons de régénération des appendices thoraciques chez différents Crustacés Décapodes *Replantia*. On sait maintenant qu'au point de vue de leur évolution, ces bourgeons appartiennent à deux types principaux : " La disposition la plus simple, et sans doute la plus primitive, s'observe chez les Homariens : la patte pousse en extension, dirigée en avant, dans un plan

(1) Il s'agit ici de régénérats de pattes locomotrices apparaissant à la suite d'amputations exercées au plan d'autotomie ou de moindre résistance,

frontal, les articles se succédant en série presque rectiligne ". La seconde forme s'observe chez tous les Crabes : " Les moignons de régénération sont courts et trapus, presque globuleux, et l'appendice en train de s'organiser est replié sur lui-même à l'intérieur d'un sac extensible... Pour le chélipède, le bourgeon est en posture d'adduction, c'est-à-dire qu'il a d'emblée l'attitude de la pince fonctionnelle ". Chez les Anomoures, les bourgeons sont du type homarien (Galathées) ou de type intermédiaire (Pagures).

L'évolution journalière d'un bourgeon n'a pas été souvent décrite. Pour les Macroures, chez qui cette analyse s'avère plus facile, certains auteurs ont fait porter leur intérêt notamment sur la segmentation des bourgeons. Cette dernière est soit basipète, soit basifuge, suivant l'espèce de Crustacé et l'appendice envisagé. Chez l'Écrevisse *Cambarus propinquus*, par exemple, les deux pattes postérieures se segmentent en direction basifuge, les trois pattes antérieures en direction basipète (HASEMAN, 1907). Dans les antennes des Isopodes et des Amphipodes, les deux sens pour la différenciation des articles peuvent coexister.

Les données relatives à l'évolution du bourgeon, chez les Crustacés *Natantia*, sont rares et très peu précises. Elles se résument à celles de BORDAGE (1899) sur deux *Palaemon* d'eau douce. L'auteur affirme que le bourgeon perce la cicatrice et croît de façon rectiligne.

Dans tous les cas, ce bourgeon évolue à l'abri d'une membrane protectrice, plus exactement, d'une couche de chitine (PÉREZ ; BUSSON, 1935) dont il est libéré à la mue. A ce moment le régénérat apparaît comme une miniature de l'organe amputé. Au cours des mues successives, tout au moins pour des animaux dont les mues ne sont pas trop espacées, le régénérat se rapproche de plus en plus de la taille normale, mais il n'évolue pas entre deux mues consécutives (PRZIBRAM, 1896). Ces régénérats successifs subissent la mue, tout comme l'appendice normal (EMMEL, 1904).

Observations relatives aux anomalies.

L'attention étant attirée sur l'existence des phénomènes de régénération, les chercheurs s'efforcèrent de trouver des échantillons de régénérats, pour en faire l'étude. Ils rencontrèrent en même temps des anomalies qui suscitèrent un grand intérêt et furent bientôt recherchées systématiquement. En effet, les premières trouvailles de ce genre avaient inspiré à MÜLLER (1884) une théorie de la régénération qui fut reprise et défendue plus tard par WEIS-MANN (1892). L'importance attribuée à ces premières découvertes de régénérats anormaux fit que les descriptions de " monstruosités " pullulèrent d'autant plus que de nombreux auteurs jugèrent utile de décrire des trouvailles for-

tuïtes. De bonnes analyses sont données par MILNE-EDWARDS (1864), RICHARD (1893), HOFER (1893), BETHE (1896). Quelques auteurs s'efforcèrent de provoquer expérimentalement certaines de ces anomalies et c'est ainsi que l'étude des hétéromorphoses (= apparition d'un organe très différent par sa forme et sa fonction, à la place d'un autre organe, LOEB, 1891) prit une grande envergure. Elle fut faite, notamment sur des Crevettes, par HERBST (1895-1916), puis par PRZIBRAM (1901), sur les Pagures par MORGAN (1898). Ces auteurs obtinrent le remplacement d'un œil par une antenne, d'un maxillipède par un organe semblable aux pattes ambulatoires, etc.

Dès qu'une anomalie était décrite, une théorie était bâtie et une autre s'effondrait. C'est ainsi que la multiplication des cas d'hétéromorphoses devenait la preuve que le pouvoir régulateur ou " entéléchie " (qui ramènerait tout organisme mutilé à sa forme première, DRIESCH, 1897) cessait d'être tout puissant.

D'autres formations anormales furent également décrites et classées en catégories distinctes : *régénérats atypiques* (= *subrégénérats* ou *régénérats hypotypiques* de GIARD, 1897). Ces régénérats ne répètent pas la forme normale de l'appendice sectionné, mais s'y rattachent par la structure. Les Orthoptères en offrent très souvent de beaux exemples (BORDAGE, 1897 ; BRINDLEY, 1898). GIARD (1897) cite d'ailleurs ces exemples à l'appui de sa théorie du *retour atavique*.

Quelques Crustacés peuvent, également, donner des cas de régénération atavique. En effet, il est fréquent que des pinces régénérées d'Écrevisses ne soient pas tout à fait normales. Chez *Astacus fluviatilis* et *A. pachypus*, de telles pinces se rapprochent de celles d'*Astacus leptodactylus*, qui est reconnu phylogénétiquement plus primitif (E. SCHULTZ, 1906 ; NUSBAUM, 1907 ; KESSLER, 1907).

BATESON (1900) appela *homocose* le remplacement d'un membre par une formation identique à celle d'un membre correspondant à un autre segment du corps (CUËNOT, 1921 ; PRZIBRAM, 1917, 1919 ; ZALPETER, 1927).

Des anomalies peuvent encore être rangées sous la dénomination d'*hétérotopie* (1) ou d'*hétérophorie* (2) (PRZIBRAM, 1910).

Les exemples de régénérats multiples ou hyperrégénérats (PRZIBRAM, 1910) sont fréquents chez les Crustacés. J'aurai l'occasion d'en reparler plus loin (page 80). Divers auteurs ont cherché, chez les Crustacés à forte hétérochémie,

(1) = sur un segment déterminé se produit une formation appartenant à un autre segment.

(2) = translation d'une formation manquant à la place normale, vers un autre segment.

la cause de l'asymétrie des parties. Ils provoquèrent des cas d'*hypertypie* (1) et d'*hypotypie* (2), afin de voir s'il y avait, à l'état latent, des "déterminants" susceptibles de régir le développement de chaque côté du corps. PRZIBRAM (1901) nia l'existence de tels déterminants, à la suite de ses expériences sur les *Alpheus* et plus tard sur les Crabes (1917). WILSON (1903), EMMEL (1908), BORDAGE (1909), s'intéressèrent également à cette question.

Relations entre la régénération et l'autotomie.

Lorsqu'un appendice de Crustacé est arraché ou simplement maintenu fermement, il est normal qu'il se rompe au plan de moindre résistance, d'autant plus qu'il existe très souvent à ce niveau, une disposition anatomique spéciale qui facilite la rupture. En fait, pour la presque totalité des animaux recueillis dans la nature, on n'observe que des régénérats formés à partir de ce niveau. D'ailleurs, il est connu depuis fort longtemps (début du XVIII^e siècle) que si l'on ampute une pince d'Écrevisse au niveau des premières articulations, l'animal autotomise le reste de sa patte. RÉAUMUR avait, à cause de cette amputation régulière à la quatrième articulation (en les dénombrant depuis le dactylopodite), qualifié les premières de "malheureuses et stériles".

Mais il n'en est pas toujours ainsi : Ch. PÉREZ (1929) donne la description d'un bourgeon de régénération qui surmonte la surface terminale de l'ischio-podite de la pince d'une Porcellane. Ce cas est naturellement exceptionnel, d'autant plus que les Porcellanes sont parmi les Décapodes qui abandonnent leurs pinces avec le plus de facilité. D'autre part, on a trouvé des Crabes dont le dactylopodite seul manquait. En effet, il fut vérifié, par la suite, que des traumatismes tout à fait distaux dans la pince du *Carcinus maenas*, ne provoquent pas l'autotomie, tout au moins pendant la saison d'hiver (ABELOOS, 1932). Le même auteur a remarqué que la section complète des doigts de la pince du *Carcinus* est suivie de régénération.

On s'était bien vite demandé si la régénération est essentiellement liée à l'autotomie. En 1886, DE VARIGNY émit l'hypothèse que, si chez les *Crangon*, les *Palaemon* et les jeunes Pagures, il n'y a pas autotomie des appendices, le pouvoir régénérateur n'est peut être pas localisé de la même façon.

Ce problème fut étudié expérimentalement, à la fin du 19^e siècle, principalement chez les Insectes. PRZIBRAM (1935) rappelle à ce sujet des faits

(1) == changement de la petite pince en une grande.

(2) == changement de la grande pince en une petite.

de connaissance vulgaire, mis en valeur, en partie tout au moins, par MÉGUSAR (1910). Chez les Criquets, par exemple, les pattes sauteuses ne repoussent pas en cas de perte par autotomie larvaire, mais elles se réédifient si l'on extirpe toute la patte, y compris l'article coxal. De plus, les pattes antérieures régénèrent facilement alors que ces dernières sont dépourvues d'autotomie.

Les premières expériences de résections à différents niveaux, faites sur des larves d'Insectes capables de s'autotomiser, avaient donné les résultats suivants : seules les amputations effectuées dans les trois premiers articles tarsiens (au-delà du plan d'autotomie) sont suivies de régénération, et les ablations opérées entre l'insertion du membre et le plan d'autotomie amènent toujours la mort par hémorragie (BORDAGE, 1897, 1898.).

Cependant, RIMSKY-KORSAKOFF (1917) obtint des régénérats parfaits chez des Embies, à la suite de sections effectuées dans le trochanter. SCHAXEL et ADENSAMER (1923) spécifient que des pattes enlevées au ras du corps chez des larves de *Carausius morosus* ne repoussent pas mais n'occasionnent pas la mort des animaux.

L'idée qu'une forte hémorragie, provoquée par une amputation basale, entraîne la mort de l'animal, a été trop vite généralisée aux Crustacés. Des auteurs contemporains défendent encore cette opinion. BRINDLEY (1898) a écrit que la présence du coxopodite est nécessaire pour qu'il y ait régénération, mais depuis lors, MORGAN (1898-1902) a établi, grâce à ses expériences sur *Eupagurus longicarpus* que, non seulement toutes les pattes thoraciques sont susceptibles de régénérer (seules, les trois premières paires possèdent le réflexe d'autotomie) mais que des régénérats peuvent se former à partir de tous les niveaux de cassure d'une même patte. L'auteur illustre son travail de nombreux dessins de bourgeons dont certains se sont développés à différents niveaux du basipodite. Après les travaux de MORGAN, HÜBNER (1901) a affirmé que les excisions totales d'appendices ne réussissent que très rarement, et WEGE (1911) a observé que la reconstitution des appendices n'est pas limitée seulement aux ablations exécutées au plan d'autotomie.

Si les régénérats, dans la partie distale d'un appendice, sont difficiles à obtenir chez les Crustacés qui s'autotomisent, on peut éviter l'autotomie par des artifices tels que l'anesthésie au chloroforme ou à l'alcool, ou par la section préalable des muscles basilaires et du nerf de la patte (MORGAN).

Bref, il paraît établi que, chez les Crustacés, et tout au moins en ce qui concerne la portion distale des appendices, la régénération s'effectue tout aussi

bien en dehors du plan d'autotomie ou de moindre résistance qu'au niveau de ce plan.

Pour les sections plus basales, où il ne peut être question d'autotomie, on voit, d'après les expériences de MORGAN, que la régénération se fait à différents niveaux du basipodite. Ceci met encore mieux en lumière l'absence totale de corrélation entre la faculté régénératrice et celle d'autotomie.

PRZIBRAM (1898) expérimenta sur la Crevette *Leander serratus* et confirma que des sections opérées à différents niveaux sont suivies de régénération. L'auteur, malheureusement, n'a pas fait une étude détaillée de ces régénérats. Il affirma, toutefois, que toute extirpation totale ou partielle, chez les Crustacés, est toujours suivie de régénération.

Interactions entre la mue et la régénération.

Comme l'existence des mues régit toute la physiologie des Crustacés, elle ne doit pas être sans action sur la régénération.

D'un point de vue morphologique, j'ai déjà dit plus haut que le régénérat n'acquiert la forme normale qu'en passant par un certain nombre de stades réalisés aux mues successives.

D'un autre point de vue, il semble bien qu'un Arthropode ne peut régénérer que lorsqu'il est encore susceptible de muer. BRINDLEY (1898) affirma que chez les Arachnides et les Insectes, à quelques exceptions près (les Collembolles, notamment), le pouvoir de régénération s'arrête à la maturité sexuelle, ce qui n'est pas le cas pour les Crustacés. L'auteur voit une explication dans le fait que les premiers ne muent plus, une fois qu'ils sont devenus adultes. C'est là également la conclusion de PRZIBRAM et WERBER (1907) sur les Lépidoptères et la plupart des Crustacés. Ces derniers animaux muent durant toute leur existence et sont toujours aptes à régénérer, tandis que les Insectes, qui ne muent plus après le stade *imago* et les Crustacés qui ont effectué leur dernière mue, ne sont plus capables de restaurer leurs appendices amputés. Le fait a été vérifié notamment chez les *Cyclops* (KLINTZ, 1907); ces animaux ne régénèrent plus après la sixième et dernière mue qui les rend adultes. Toutefois, il y a des exceptions : des Cladocères régénèrent leurs antennes après leur dernière mue (PRZIBRAM et WERBER).

Chez les Crustacés dont les mues sont espacées, la faculté de régénération, d'après ABELOOS (1933), est limitée aux périodes correspondant à la préparation des mues. Ainsi, chez des *Carcinus maenas* de grande taille, si l'amputation a été faite à la mue, il s'écoule parfois plusieurs mois avant que l'on puisse voir le moindre soupçon de régénérat. Ce dernier prend nais-

sance subitement, au moment où une force régénératrice, conditionnée par l'état physiologique de l'animal, entre en jeu. Cette force cesserait de fonctionner quelque temps avant la mue. EMMEL (1904) avait déjà remarqué qu'avant la mue du Homard, il y avait une certaine période pendant laquelle les facultés régénératrices étaient inhibées. L'auteur en a donné l'interprétation finaliste suivante : les deux processus, régénération et mue, seraient adaptés l'un à l'autre, de façon à ce que le nouvel appendice puisse fonctionner à la première mue qui suit la mutilation.

Si la mue exerce une influence sur la régénération, d'après certains auteurs, la régénération a aussi une certaine influence sur la mue. Cette question fut assez discutée, et les résultats paraissent être très variables. EMMEL (1906) affirma que la régénération provoque un retard dans la mue. Un jeune Homard, dont toutes les pattes sont intactes mue plus souvent qu'un Homard dont un seul appendice a été amputé et celui-ci mue encore plus rapidement qu'un de ses congénères qui a subi l'ablation de plusieurs de ses appendices. ZELENY (1905) était arrivé aux conclusions inverses, en expérimentant sur l'Ecrevisse. Cet auteur n'a pas précisé, par rapport à la mue, la date exacte à laquelle il avait effectué les lésions. Pour mettre au point cette contradiction, ZUELZER (1907) prit comme champ d'expériences *Asellus aquaticus* et trouva que si l'amputation est exercée à la mue, les deux mues suivantes sont accélérées. Par contre, si l'amputation est faite avant une mue, celle-ci est retardée et n'est pas accompagnée de régénération, mais les deux mues suivantes se font plus rapidement.

Peut-être ces résultats contradictoires dépendent-ils de l'âge des animaux expérimentés. EMMEL observa de très jeunes Homards, tandis que les deux autres auteurs ne mirent en observation que des animaux adultes (STOCKARD, 1908). STOCKARD croit à l'augmentation de la fréquence des mues, car, lorsque l'amputation n'est pas suivie de régénération, l'animal mue à intervalles de temps normaux. Ceci prouverait que la précipitation à muer n'est pas la conséquence du traumatisme, mais est vraiment le fait de la régénération.

Pour d'autres Arthropodes, RIMSKY-KORSAKOFF (1913) avait observé chez les Embies, que l'amputation d'un seul appendice rapproche la mue suivante, alors que les ablations multiples tendent au contraire à la retarder. CAMERON (1926) avait trouvé que si, au moment de la mue, on enlève toutes les pattes à une Scutigère, celle-ci mue au bout d'un temps moitié moindre.

Les résultats semblent donc être très différents suivant le matériel auquel on s'adresse.

Malgré l'abondance des travaux sur la régénération, il manque une étude systématique des processus régénérateurs, faite par rapport à la mue. Les auteurs ont étudié les aspects morphologiques des régénérats, et les rares fois où ils prennent en considération les époques de mue, leurs recherches concernent des Crustacés comme les Homards, les Écrevisses et les Crabes, qui ne muent que très rarement. Chez ces animaux, il n'est pas étonnant que les phénomènes puissent se présenter avec un aspect différent de celui que l'on peut observer chez des Crustacés à mues très fréquentes. Les Crevettes, pour les raisons énumérées au début de ce travail : facilité à les maintenir en captivité, mues souvent répétées, abondance, etc., constituent un matériel de choix pour aborder cette étude.

Avant de terminer cet historique, il faut encore signaler deux travaux récents, où il est fait allusion à la régénération chez des Crevettes. DEAN (1933) a essayé de découvrir si la présence de pinces en régénération (trouvées sur deux exemplaires de *Leander serratus*) influence la croissance des appendices voisins. DAWES (1934) a conclu de ses expériences sur *Alpheus dentipes*, qu'il existe un gradient de croissance normale dans les pattes, et que ce même gradient régit également la régénération.

CHAPITRE I

DESCRIPTION DE L'ÉVOLUTION DU RÉGÉNÉRAT

J'ai expérimenté principalement *Leander serratus*, et avec un peu moins de détails, *Crangon crangon* et *Athanas nitescens*. Comme les processus ne sont pas toujours identiques, j'envisagerai séparément les résultats obtenus.

I. — *Leander serratus*.

Je décrirai d'abord le cas de la régénération du second périopode (grosse pince), puis celui des autres périopodes.

Je distinguerai, pour tous les appendices, les amputations faites au plan de moindre résistance (1) et celles effectuées à d'autres niveaux.

(1) Le terme " plan d'autotomie ", employé pour distinguer le niveau auquel s'effectue habituellement la cassure des appendices des Crustacés, est souvent impropre. Ce terme ne peut s'appliquer que lorsque les animaux considérés possèdent réellement la faculté d'autotomie, c'est-à-dire, celle de rejeter spontanément leurs pattes, par un acte réflexe, à la suite d'une excitation extérieure (FRÉDÉRICQ, 1882).

DE VARIGNY (1886) fut le premier biologiste qui remarqua que les pattes de *Crangon*, de *Palaemon* et de jeunes Pagures ne s'autotomisaient pas avec la même facilité que celles des autres Décapodes.

Il ne saurait être question ici du grand nombre d'ouvrages qu'a fait naître le problème de l'autotomie, ni des interprétations théoriques du phénomène.

J'adopterai, au cours de mon exposé, les termes de F. et H. WOOD (1932). Ces auteurs ont vu que quelques Arachnides et Crustacés, parmi lesquels ils rangent des Crevettes, ne rompent leurs appendices, au niveau dit d'autotomie, que sous l'action d'une traction extérieure : c'est le phénomène d'*autospasie* (PIÉRON, 1907). D'autre part, ces auteurs ont appelés " *autotilly* " le mécanisme par lequel les Crustacés arrachent leurs appendices avec les mâchoires. Je doute que ce soit uniquement avec les mâchoires que les Crevettes se défont de leurs appendices lésés. Il m'a semblé qu'elles frottent également leurs périopodes soit les uns contre les autres, soit contre la carapace céphalothoracique. Cette rupture au plan de moindre résistance se fait souvent tardivement.

Je résume ci-dessous mes observations à ce sujet. Je désignerai par P_1 , P_2 , ... P_5 , les 1^{re}, 2^e ... 5^e paires de périopodes.

A. — *Leander serratus*.

Jamais d'autotomie.

P_1 { autospasie rapide
et
 P_2 { autotillie

P_3 { autospasie,
 P_4 { pas
 P_5 { d'autotillie

D'autre part, je prendrai comme terme de comparaison et décrirai, en premier lieu, le cas des appendices sectionnés immédiatement après la mue. Ensuite, j'envisagerai ce qui se passe lorsque les appendices sont sectionnés à des temps variables par rapport à la mue.

A. — SECOND PÉRIOPODE (grosse pince)

1. — SECTIONS AU PLAN DE MOINDRE RÉSISTANCE.

a). — Immédiatement après la mue.

Il y a lieu de distinguer deux temps dans l'évolution d'un second périopode sectionné immédiatement après la mue :

α) Entre le moment de l'amputation et la mue qui suit, il se forme un bourgeon dont la taille augmente de jour en jour.

β) A cette mue, le bourgeon libère une patte miniature. Cette dernière

D'ailleurs, quel que soit le niveau auquel on ampute ou on écrase l'un des 3^e, 4^e et 5^e périopodes, le tronçon de patte n'est jamais autotomisé ou arraché par l'animal. Au contraire, s'il s'agit du 1^{er} ou 2^e périopode et si la section est effectuée entre le plan de moindre résistance et l'extrémité distale du carpopodite, l'animal arrache toujours la partie restante. Quand ces mêmes appendices (P_1 et P_2) sont lésés au delà de la base du propodite, le tronçon restant n'est pas toujours rejeté par l'animal.

B. — *Crangon crangon*.

Il n'y a jamais ni autotomie, ni autospasie, ni autotillie. En effet, il faut arracher bien fort un périopode de *Crangon*, pour qu'il finisse par céder et le niveau de cassure ne se produit pas toujours rigoureusement suivant le même plan.

Quel que soit le niveau auquel on coupe ou on écrase une patte de *Crangon*, la partie restante n'est jamais arrachée par l'animal.

C. — *Athanas nitescens*.

Pour cette espèce, la première paire de pattes (grosses pinces) s'autotomise réellement. En effet, sous l'influence d'excitations diverses, les *Athanas* abandonnent facilement leurs pinces. Si l'on fixe des *Athanas in toto*, des mesures spéciales doivent être prises (anesthésie par exemple), pour qu'ils ne lâchent pas leurs chélipèdes.

P_1	{	autotomie	P_2	{	autospasie,
			P_3		pas
			P_4		d'autotillie
			P_5		

D. — *Hippolytidae*.

Chez ces Crevettes, on observe les mêmes réactions que chez les *Palaemonidae*.

P_1	{	autospasie	P_3	{	autospasie,
		et	P_4		pas
P_2		autotillie	P_5		d'autotillie

grandit peu à peu, aux mues successives et atteint progressivement la taille normale.

α). *Description de l'évolution du bourgeon.*

J'ai établi (1934) que l'on peut grouper en trois périodes les phénomènes qui se produisent dans l'intervalle de temps compris entre l'ablation et la mue suivante :

Première période. — L'hémorragie qui suit la section au plan de moindre résistance est très faible, presque nulle. Il se forme très rapidement, sur la surface lésée, un léger caillot cicatriciel de teinte jaunâtre. Au bout de 24 heures, cette formation prend l'aspect d'une croûte brunâtre. Après un temps variant de 2 à 4 jours, suivant la taille de l'animal, cette croûte s'exfolie et met à jour une surface cicatricielle incolore, translucide et boursoufflée. Un liséré brun persiste sur le pourtour. En règle générale, cette période est limitée aux trois premiers jours pour des *Leander* de taille moyenne.

Deuxième période. — Au bout de ce temps, on voit apparaître, en un point de la section, une minuscule voussure qui grandit peu à peu et devient, vers le cinquième jour, un bourgeon hémisphérique. Ce bourgeon s'accroît continuellement ; vers le sixième jour, une légère dépression se dessine à son extrémité et s'accentue de jour en jour : c'est l'ébauche de la pince terminale qui transparait à travers le revêtement chitineux externe. Cette deuxième période se termine à peu près au huitième jour.

Troisième période. — Vers le neuvième jour, le bourgeon présente nettement une première dépression annulaire. Vers le dixième ou onzième jour, une seconde dépression se dessine entre la première et la base du bourgeon. Un ou deux jours plus tard, il apparaît une troisième dépression annulaire entre la seconde et la base. Ces dépressions marquent les futures articulations de la patte en voie d'organisation. La taille maximum atteinte par le bourgeon est de 3 à 4 mm. environ, mais ce dernier peut être plus grand, si la mue tarde à se produire. Il a quelquefois le temps de se pigmenter et, dans ce cas, la pigmentation, qui se développe également dans le sens basipète, souligne les dépressions énumérées plus haut. La mue s'annonce la veille ou l'avant-veille par un ralentissement dans la croissance du bourgeon qui s'enfle puis se décolle de son enveloppe. Cette troisième période a une durée variable, puisqu'elle s'étend jusqu'à la mue (1).

(1) Ces délimitations de périodes ne sont aucunement arbitraires. Elles se basent sur des faits précis qui m'ont été révélés par les séries d'amputations opérées à des temps variables par rapport à la mue. J'en reparlerai page 63.

La durée de ces différentes périodes varie un peu avec la taille de l'animal. Elles sont d'autant plus longues que l'animal est plus grand. Les chiffres qui ont été indiqués, correspondent à des exemplaires de taille moyenne.

L'apparition du bourgeon est d'autant plus précoce que la Crevette est plus petite. En effet, des *Leander* de 18 à 20 mm. ont déjà une voussure au 2^e jour qui suit l'ablation. Pour des exemplaires de 25 à 40 mm., la voussure ne se produit qu'à partir du 3^e jour. Enfin, chez les grands individus de 60 mm. et plus, elle ne se manifeste qu'au 4^e et quelquefois même au 5^e jour.

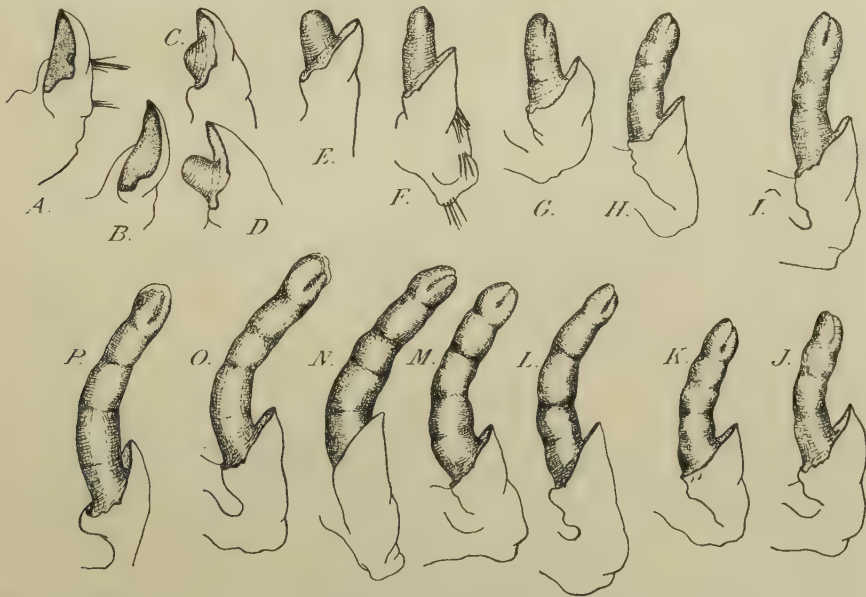


Fig. 4. — *Leander serratus*.

Évolution du régénérat (bourgeon accrescent) d'un second chélipède, amputé au plan de moindre résistance, quelques heures après une mue. Le croquis A a été effectué 2 jours après l'amputation ; les croquis B, C... P successivement au bout de 3, 4... 17 jours. L'animal a mué 18 jours après la section.

Taille de l'animal : 60,5 mm. Même échelle que la fig. 5.

La figure 4 (A à P) montre les aspects journaliers successifs d'un chélipède en régénération, du lendemain de l'amputation jusqu'à la veille de la mue.

β). Évolution des pattes miniatures.

A la mue, la mince enveloppe du bourgeon tombe avec l'exuvie de l'ani-

mal et libère le chélipède en régénération. Celui-ci est beaucoup plus petit que l'appendice normal, il est fonctionnel, possède les cinq articles distaux dont il avait été amputé. Ces derniers sont légèrement pigmentés (fig. 5, Q).

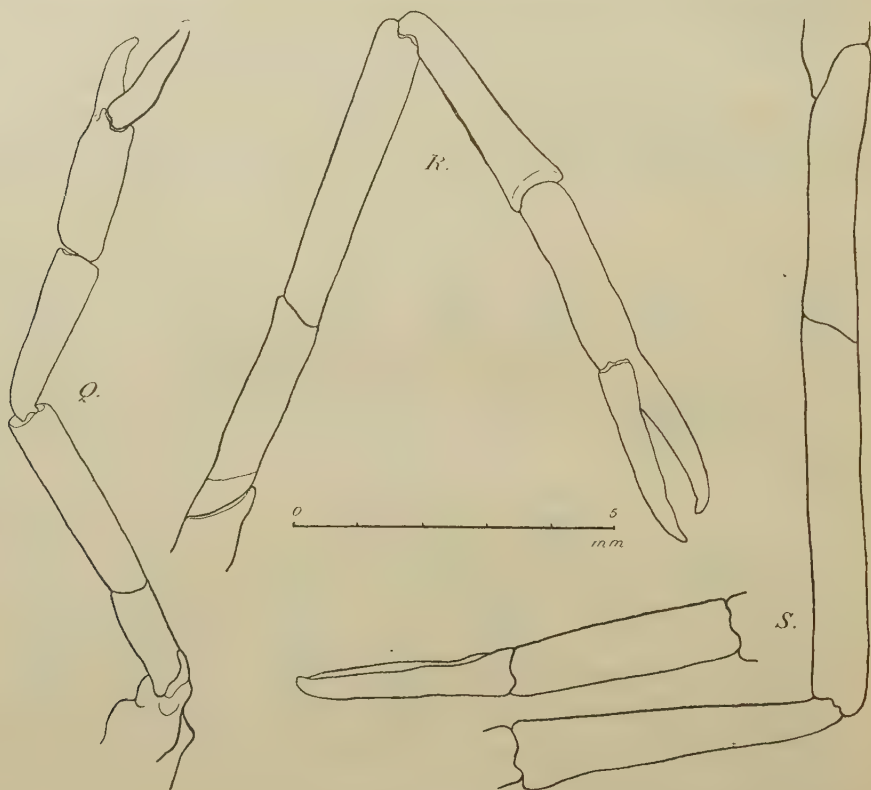


Fig. 5. — *Leander serratus*.

Pattes miniatures (2° chélipède) successives obtenues après les première (Q), seconde (R) et troisième mues (S) qui suivent l'amputation. Ces 3 stades font suite à ceux de la figure 4 et ont été observés sur le même animal.

Tailles de l'animal aux mues successives : 63,5 mm., 65,5 mm., 68,5 mm.

Intervalles de temps entre les mues : 18 jours et 19 jours.

La patte miniature ne subit aucune transformation jusqu'à la prochaine mue. A ce moment, elle subit un nouvel accroissement et présente presque tous les chromatophores et les soies d'une patte normale (fig. 5, R); cependant, elle est encore plus petite que la patte intacte qui lui fait face. Ce n'est qu'à la troisième mue (fig. 5, S) et même à la quatrième pour de plus grands exemplaires, qu'il n'y a plus aucune différence entre les chélipèdes, régénéré et normal.

b). — Sections effectuées à des temps variables par rapport à la mue.

J'ai mis à muer un très grand nombre de *Leander* de taille à peu près identique. J'ai isolé des lots d'animaux qui ont mué le même jour, ce qui m'a permis de disposer, à certains moments, de Crevettes qui ont mué depuis 1, 2, 3... 15 jours. J'ai effectué, sur ces individus, l'ablation d'un chélipède au plan de moindre résistance. En opérant de cette façon, la mue est survenue à des instants différemment espacés du jour où l'amputation a été pratiquée.

Les dessins de la fig. 6 représentent quelques exemples échelonnés par rapport à l'intervalle de temps séparant l'amputation de la mue.



Fig. 6. — *Leander serratus*.

Aspects des régénérats la veille et le lendemain de la mue, chez des animaux amputés au plan de moindre résistance (2^o chélipède), à des temps de plus en plus éloignés d'une première mue.

A₁ et A₂. — Amputation 3 jours avant la mue. A₁ la veille et A₂ le lendemain de la mue (taille : 56 mm.).

B₁ et B₂. — Amputation 4 jours avant la mue (taille : 58 mm.).

C₁ et C₂. — Amputation 5 jours avant la mue (taille : 43,5 mm.).

D₁ et D₂. — Amputation 8 jours avant la mue (taille : 55,5 mm.).

E₁ et E₂. — Amputation 9 jours avant la mue (taille : 66,5 mm.).

Même échelle que la fig. 5,

Le premier fait important à signaler, c'est que chez les *Leander* opérés à des périodes assez proches de la mue, l'évolution du bourgeon est toujours moins avancée que chez des Crevettes opérées peu de temps après la mue. La différence saute immédiatement aux yeux si l'on compare les dessins A₁, B₁, C₁ de la fig. 6 avec les dessins B, C, D de la fig. 4. En effet, les premiers bourgeons ont une taille nettement inférieure aux seconds. Or, B et A₁, C et B₁, D et C₁ ont été dessinés respectivement au bout d'une même durée d'évolution : 3 jours, 4 jours et 5 jours.

Ce retard dans l'évolution du régénérat entraîne des périodes de différenciation du bourgeon plus longues que dans le cas des sections effectuées quelques heures après la mue.

Je décrirai d'abord, en quelques mots, les changements occasionnés par la mue, lorsqu'elle survient chez des individus dont le bourgeon est à la première, à la seconde et enfin à la troisième période de différenciation.

Si l'amputation a été effectuée la veille de la mue, la pellicule brunâtre continue à recouvrir le basipodite et la voussure ne se forme à l'extérieur que quelques jours plus tard.

Lorsque la mue se produit à 2 ou 3 jours de la lésion, la cuticule cicatricielle brune tombe avec l'exuvie de l'animal et laisse la surface de section jaunâtre, parfois boursoufflée et bordée d'un liseret brun. Un bourgeon se montre bientôt.

Si la mue a lieu le 4^e jour, la limite distale du basipodite qui était claire et gonflée la veille de la mue, apparaît subitement surmontée d'un bourgeon hémisphérique (fig. 6, A₁ et A₂). De cette façon, le bourgeon est passé brusquement de la première à la seconde période de différenciation. La croissance qu'il a subie à la mue, compense le retard dans l'apparition de la voussure.

Une légère voussure avant la mue, à 5 jours de la section, ce qui nous amène au début de la seconde période de différenciation, fait place le lendemain de la mue à un bourgeon de 0,5 mm. Donc la mue a occasionné ici, également, une légère accélération dans la croissance du régénérat (fig. 6, B₁ et B₂).

Si la mue intervient à des temps plus éloignés, au 8^e ou au 9^e jour par exemple, le bourgeon subit encore une croissance à la mue. Cette croissance n'est guère supérieure à une croissance journalière normale (D₁ et D₂ — E₁ et E₂).

Tous ces bourgeons, observés après la mue, sont nettement plus petits que ceux obtenus au bout d'un même nombre de jours, mais à la suite d'amputations exercées quelques heures après une mue. La comparaison des différentes figures montre également que ces bourgeons ont une forme un peu différente, avec une base beaucoup plus renflée, tout au moins chez des animaux qui muent dans les 9 jours qui suivent l'amputation. Si au contraire, l'animal mue après ces 9 jours, on revient progressivement à la forme normale du bourgeon.

Enfin, pour les animaux dont les bourgeons ont atteint la 3^e période de

différenciation, il y a lieu de considérer séparément les bourgeons plus âgés, par conséquent plus différenciés.

La 3^e période, avec le retard dont j'ai parlé, débute vers le 11^e-12^e jour. A ce moment, si l'animal rejette son exuvie, une très petite patte miniature est mise au jour. Elle mesure 6,5 mm. à 7 mm. pour des Crevettes de 50 à 60 mm. Elle est loin d'être fonctionnelle, les articulations ne jouent pas, la pince n'est pas préhensile, le doigt mobile reste écarté du propodite.

Ce temps minimum nécessaire pour donner une patte miniature correspond à une étape critique de la différenciation du bourgeon. J'ai donné à l'instant même où cette étape est franchie, le nom de : "*seuil critique de différenciation du bourgeon*". Ce seuil délimite nettement les seconde et troisième périodes de différenciation du bourgeon.

La fréquence des mues pour des animaux de taille moyenne étant de l'ordre d'une quinzaine de jours, on arrive à déduire la règle suivante :

Toute pince perdue ou amputée au plan de moindre résistance est restituée (en miniature) à la mue suivante, si l'accident a eu lieu au cours du premier tiers de l'intervalle de temps séparant deux mues consécutives.

Quelques résultats obtenus sur des *Leander* de 30-32 mm. environ, m'ont montré que le seuil critique se plaçait au 8^e jour. Il est certain que chez des animaux plus petits, ce seuil se placerait soit au 7^e, soit au 6^e jour. Or, chez des *Leander* plus jeunes, les mues sont moins espacées et la règle énoncée ci-dessus se vérifie également.

Lorsque la carapace est rejetée à 12, 13, 14... jours de l'ablation, les pattes miniatures sont de plus en plus grandes.

Pour plus de clarté, j'ai résumé ces observations dans le tableau P.

D'autre part, le bourgeon E_4 (fig. 7) est nettement plus petit que le bourgeon O (fig. 4). Tous deux correspondent à une durée d'évolution de 16 jours.

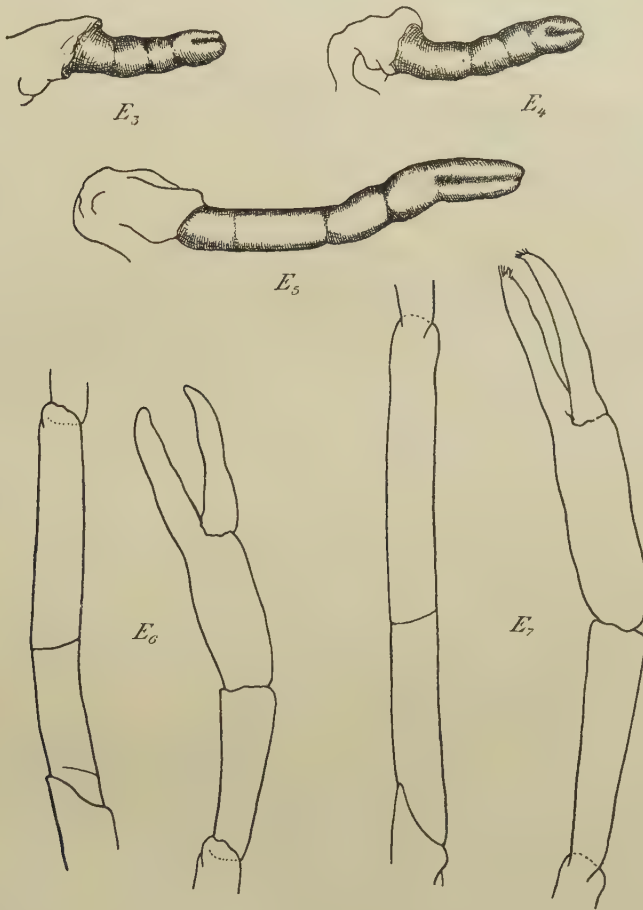


Fig. 7. — *Leander serratus*.

Bourgeons et pattes miniatures successives chez un individu dont le second chélopède a été amputé au plan de moindre résistance, 9 jours avant une mue.

Ces dessins font suite aux croquis E_1 et E_2 de la fig. 6. Les régénérats ont été observés sur le même animal.

E_3 . — Bourgeon 13 jours après la section et 3 jours après la mue.

E_4 . — Bourgeon 16 jours après la section et 6 jours après la mue.

E_5 . — Bourgeon 25 jours après la section et 15 jours après la mue.

E_6 . — Première patte miniature 28 jours après la section et 18 jours après la première mue (taille de l'animal : 69,5 mm.).

E_7 . — Seconde patte miniature. Intervalle de temps entre la seconde et la troisième mue : 18 jours. (Taille de l'animal après la troisième mue : 72 mm.).

Même échelle que la fig. 5.

J'ai obtenu également les pattes miniatures successives (fig. 7). La première, E_6 , est évidemment grande, sa taille étant déterminée, comme je l'exposerai plus loin, par la taille maximum du bourgeon. La seconde patte miniature, E_7 , est presque normale.

2. — SECTIONS OPÉRÉES A DIFFÉRENTS NIVEAUX.

a). — *Au delà du plan de moindre résistance* (distalement par rapport au corps).

Comme je l'ai exposé plus haut (p. 56), chez *Leander serratus*, les chélipèdes blessés dans leur partie distale s'autospasient facilement ou s'autotilisent presque toujours, après quelques heures. Pour obtenir expérimentalement des régénérats dans la partie distale d'un chélipède, les différents procédés employés ordinairement afin d'éviter le rejet réflexe de la patte (MORGAN, 1902), restent infructueux. En effet, si le chélipède endommagé ne cède pas immédiatement en son plan de moindre résistance, soit à cause de l'effet du chloroforme (5 % dans l'eau de mer) ou de faibles doses d'alcool, etc., la Crevette remise dans des conditions naturelles de milieu, ne tarde pas à essayer de se défaire de son tronçon de patte.

Rappelons qu'ABELOOS (1931) a observé que seule la section des doigts de la pince, chez *Carcinus maenas*, ne provoque pas l'autotomie et est suivie de la régénération des organes enlevés.

J'ai obtenu sur les pinces, c'est-à-dire sur les pattes les plus susceptibles d'être rejetées, quelques régénérats de localisation distale. Il m'a été permis d'en suivre le développement au cours de plusieurs mues. Ces sections avaient été opérées soit à la limite distale du carpopodite, soit à l'insertion du dactylopodite sur le propodite, soit à mi-distance entre la base du propodite et l'insertion du dactylopodite, soit encore à la base de chacun des doigts de la pince.

Les Crevettes qui viennent de muer fournissent de meilleurs résultats, en ce sens qu'un plus grand pourcentage d'animaux conservent leur patte blessée. Il faut avoir soin d'effectuer très rapidement l'ablation.

Ici encore, il faut distinguer les sections faites à la mue ou à des temps de plus en plus éloignés de la mue.

Les croquis F_1 , F_2 et F_3 , de la fig. 8, concernent une ablation opérée entre le carpopodite et le propodite, quelques heures après la mue. On n'observe pas de bourgeonnement à ce niveau. Le régénérat se forme sous la pellicule cicatricielle et, durant tout l'intervalle de temps qui sépare l'amputation de la

mue, on ne voit qu'un léger gonflement de la surface de section (F_1). Cette dernière conserve souvent sa croûte brunâtre ou est, tout au moins, soulignée d'un liséré brun. A la mue, la pellicule cicatricielle tombe avec l'exuvie de

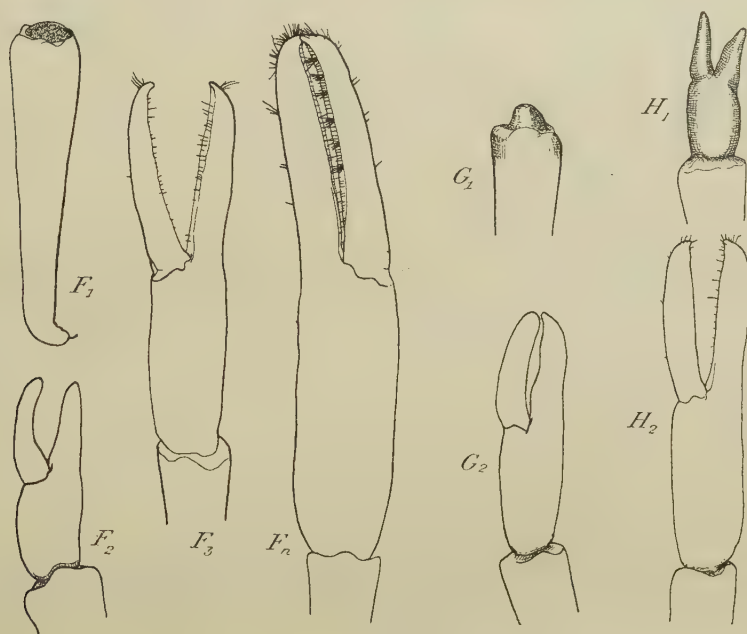


Fig. 8. — *Leander serratus*.

Amputations effectuées entre le carpopodite et le propodite du second chélipède, à des temps variables par rapport à la mue.

F_1 , F_2 , F_3 . — Aspects de la surface cicatricielle et du régénérat, chez le même animal. F_1 , surface cicatricielle avant la première mue. F_2 , régénérat obtenu le lendemain de la première mue. F_3 , régénérat après la seconde mue. F_n , aspect de la partie correspondante de l'appendice normal, lors de la seconde mue. L'amputation a été effectuée quelques heures après une mue. Intervalle de temps entre la section et la première mue : 18 jours. Intervalle de temps entre la première et la seconde mue : 19 jours.

Taille de l'animal après la seconde mue : 67 mm.

G_1 , G_2 . — Section 3 jours avant la mue. G_1 , aspect du régénérat après la première mue. G_2 , aspect du régénérat après la seconde mue. Intervalle de temps entre la première et la seconde mue : 21 jours.

Taille de l'animal après la seconde mue : 65,5 mm.

H_1 , H_2 . — Section 15 jours avant la mue. H_1 , aspect du régénérat après la première mue. H_2 , aspect du régénérat après la seconde mue. Intervalle de temps entre les deux mues : 17 jours.

Taille de l'animal après la seconde mue : 62 mm.

Même échelle que la fig. 5.

la Crevette et la partie distale restituée apparaît (F_2). Le régénérat ne subit aucune transformation jusqu'à la mue suivante, mais il continue sa différenciation interne, car le prochain rejet de la carapace libère une seconde minia-

ture, beaucoup plus grande, pigmentée, garnie de soies (F_3). Cette dernière n'atteint pas encore le développement de l'extrémité du chélipède indemne (F_n).

Les dessins G_1 et G_2 de la fig. 8 sont relatifs au même genre d'amputation exercée, cette fois, à trois jours de la mue. Cette mue a libéré la surface de section du caillot cicatriciel qui, trop épais sans doute, ne pouvait se laisser perforer ou refouler, dans le cas précédent, par l'ébauche du régénérat. Ici, au contraire, un petit bourgeon hémisphérique apparaît, mais il ne grandit guère (G_1).

Une ablation opérée 8 jours avant la mue de la Crevette, n'a pas montré un autre aspect de la surface de section, après le premier rejet de l'exuvie.

Il doit y avoir cependant un moment où le bourgeon formé sous la cicatrice est assez différencié pour se déplier, lors de la mue, en une miniature de la partie distale amputée. Les croquis H_1 et H_2 de la fig. 8 correspondent à une section faite 15 jours avant la mue. Or, lors de cette mue, il est apparu une miniature imparfaite (H_1): les deux articles restaurés sont petits et les doigts de la pince n'ont pas achevé leur développement. On se trouve ici en présence du cas limite: le bourgeon a juste eu le temps d'atteindre son seuil critique de différenciation. Le *Leander* amputé avait 62 mm. Il est probable que le seuil critique de différenciation se placerait à 14, 13 ou 12 jours, pour des *Leander* de plus en plus jeunes.

Ce cas est à mettre en parallèle avec celui des pattes miniatures obtenues au plan de moindre résistance, lorsque la mue survient de 11 à 12 jours après l'amputation (les Crevettes étant de taille moyenne).

Le tableau Q condense ces quelques résultats.

TABLEAU Q

AMPUTATIONS EFFECTUÉES ENTRE LE CARPOPODITE ET LE PROPODITE

AMPUTATION											État du régénérat		État du rég.			
(nombre de jours avant la mue)											1 ^{re} MUE	entre la 1 ^{re} et la 2 ^e mue		2 ^e MUE	après la 2 ^e mue	
15	14		8	7	6	5	4	3	2	1						
											A ⁽¹⁾	Cicatrice			Miniature	
											A	Voussure			»	
											A				»	
											A	Miniature imparfaite			2 ^e Miniature	

(1) A indique que l'amputation a été opérée avant la mue, un nombre de jours correspondant au chiffre indiqué dans la ligne du haut.

Les dessins de la fig. 9 représentent des régénérats obtenus à des niveaux plus rapprochés encore de l'extrémité de la pince. Les surfaces cicatricielles, à ces niveaux, comme le montre le croquis A_1 (= amputation au milieu du propodite), n'ont jamais été surmontées d'un bourgeon. La mue suivante

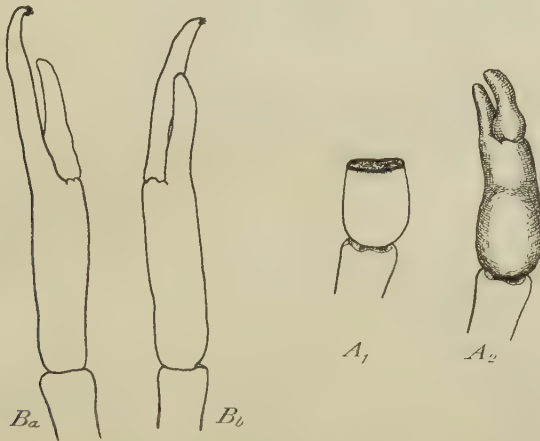


Fig. 9. — *Leander serratus*.

Amputations effectuées dans la partie distale du second chélopède, quelques heures après une mue.

A_1, A_2 . — Amputation opérée au milieu du propodite. A_1 , aspect de la surface cicatricielle durant tout l'intervalle de temps qui sépare la section de la première mue. A_2 , reconstitution de la partie amputée, lors de la première mue.

Taille de l'animal à la première mue : 57 mm.

B_a, B_b . — Amputations du doigt fixe et du doigt mobile opérées séparément, sur les deux chélopèdes d'un même animal. B_a , reconstitution, à la première mue, du doigt mobile de la pince droite. B_b , reconstitution du doigt fixe de la pince gauche.

Taille de l'animal : 48,5 mm.

Même échelle que précédemment.

dégaine la miniature de la partie de la patte amputée (A_2 et B_a, B_b), s'il s'est écoulé un temps suffisamment long entre l'amputation et la mue.

b). — Sections effectuées en deçà du plan de moindre résistance.

Les *Leander serratus* se distinguent encore de la plupart des Arthropodes par le fait qu'une amputation opérée en deçà du plan de moindre résistance n'occasionne que rarement la mort de l'animal.

Expérimentalement, j'ai obtenu, soit à partir de la limite distale du coxopodite, soit à l'insertion même de la patte, de très beaux régénérats.

J'ai suivi le développement journalier de ces régénérats, en tenant compte

des périodes de mue de l'animal et en prenant journallement sur les animaux vivants, de rapides croquis au binoculaire.

α) Sections à la limite distale du coxopodite.

Afin d'opérer le plus exactement possible entre les deux articles basaux, les amputations sont effectuées sous le binoculaire.

La Crevette perd toujours une assez grande quantité de sang et le moignon ne tarde pas à se recouvrir d'un épais caillot qui persiste sous sa forme encroûtante pendant plusieurs jours. Cette croûte finit par s'exfolier un peu en son milieu, mais reste soulignée d'un liséré brun épais, vestige du caillot.

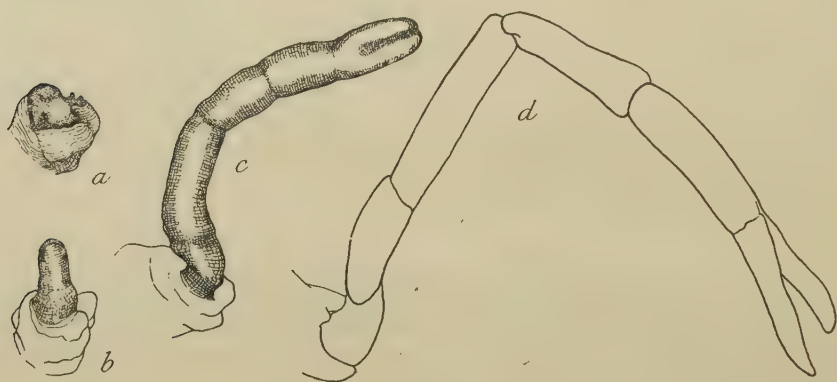


Fig. 10. — *Leander serratus*.

Amputation effectuée sur le second chélipède, à la limite distale du coxopodite, 3 jours avant une mue.

a. — Aspect de la surface de section durant tout l'intervalle de temps (15 jours) séparant la première de la seconde mue.

b. — État du bourgeon le lendemain de la seconde mue.

c. — État du bourgeon la veille de la troisième mue. Intervalle de temps entre la seconde et la troisième mue : 16 jours.

d. — Patte miniature dégainée lors de la troisième mue.

Taille de l'animal à la seconde mue : 56 mm.

Même échelle que précédemment.

Considérons, comme précédemment, les aspects du phénomène de régénération à ce niveau, lorsque les animaux subissent le traumatisme, soit à la mue, soit à des moments de plus en plus éloignés d'une mue.

Si l'amputation est effectuée immédiatement après la mue de la Crevette, la surface cicatricielle ne change guère d'aspect jusqu'à la mue suivante : elle est gonflée et parfois translucide en son milieu. A la mue suivante, les ves-

tiges cicatriciels tombent en même temps que l'exuvie de l'animal et il apparaît alors, un petit bourgeon en forme de poire. Ce bourgeon montre déjà, par

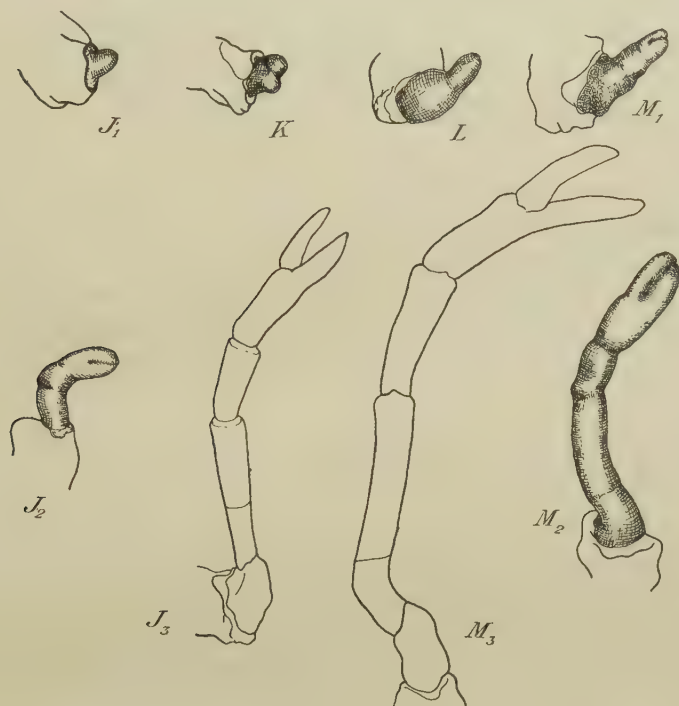


Fig. 11. — *Leander serratus*.

Amputations effectuées sur le second chélopède, à la limite distale du coxopodite, à des temps variables par rapport à la mue.

J_1 , J_2 , J_3 . — Amputation opérée 4 jours avant une mue. J_1 , aspect du bourgeon le lendemain de cette première mue. J_2 , état du bourgeon la veille de la seconde mue. Intervalle de temps entre la première et la seconde mue : 14 jours. J_3 , patte miniature dégainée à la seconde mue.

Taille de l'animal à la seconde mue : 58,5 mm.

K. — Amputation opérée 10 jours avant une mue. Aspect du bourgeon le lendemain de cette mue. Taille de l'animal à la mue : 56 mm.

L. — Amputation opérée 11 jours avant une mue. Aspect du bourgeon le lendemain de cette mue. Taille de l'animal à la mue : 45,5 mm.

M_1 , M_2 , M_3 . — Amputation opérée 13 jours avant une mue. M_1 , aspect du bourgeon le lendemain de cette mue. M_2 , aspect du bourgeon la veille de la seconde mue. Intervalle de temps entre la première et la seconde mue : 17 jours. M_3 , patte miniature dégainée lors de la seconde mue.

Taille de l'animal à la seconde mue : 59 mm.

Même échelle que précédemment.

transparence, à son extrémité distale, la dépression longitudinale de la future pince. Les replis transversaux se forment petit à petit sous la cuticule exté-

rieure, des chromatophores apparaissent dans le sens basipète et la croissance du bourgeon s'opère graduellement jusqu'à la prochaine mue de la Crevette.

Les processus sont les mêmes lorsque la mue a lieu 1, 2 et 3 jours après la section, c'est-à-dire, les surfaces cicatricielles peuvent, tout au plus, être débarassées, après la mue d'une partie du caillot sanguin, mais il n'apparaît jamais de bourgeon externe, jusqu'à la prochaine mue de la Crevette (fig. 10, a).

Par contre, si la mue survient 4 jours après l'ablation, le coxopodite est surmonté, après la chute de la carapace, d'une voussure qui ne tarde pas à prendre de l'importance (fig. 11, J₁). Si les sections sont effectuées à des temps plus éloignés de la mue, cette dernière déclanche toujours le développement d'un bourgeon accrescent. Les bourgeons de la fig. 11 sont apparus après la mue, à 10 jours (K), 11 jours (L) et 13 jours de la section (M₁).

Considérons maintenant ce que la seconde mue apporte comme variation dans la forme du régénérat.

En ce qui concerne les ablations exercées 1, 2 et 3 jours avant la première mue, la surface cicatricielle, restée indemne pendant tout l'intervalle de temps séparant la première mue de la seconde, est enfin surmontée d'un bourgeon. Celui-ci, après une longue évolution interne, est mis au jour dans un état de différenciation très poussée (pince et soupçon d'une constriction transversale [fig. 10, b]). Ce bourgeon croît et les articles se différencient bientôt.

Lorsque l'ablation a été effectuée au moins à 4 jours d'une mue, dans tous les cas, à la 2^e mue qui suit l'amputation, on obtient une patte miniature.

Les pattes obtenues lorsque l'ablation a été exécutée à 4 jours d'une première mue, sont très petites et non fonctionnelles (fig. 11, J₃).

Dans tous les cas, à la 3^e mue qui suit l'amputation, on a une patte miniature.

Le tableau R résume ces différentes étapes morphologiques.

TABLEAU R

AMPUTATIONS EFFECTUÉES A LA LIMITE DISTALE DU COXOPODITE

AMPUTATION (nombre de jours avant la mue)		1 ^{re} MUE	État du régén. entre la 1 ^{re} et la 2 ^e mue	2 ^e MUE	État du régén. entre la 2 ^e et la 3 ^e mue	3 ^e MUE	État du rég. après la 3 ^e mue
11	 6 5 4 3 2 1						
	A(1)		Cicatrice		Bourgeon		Patte miniature
	A		»		»		»
	A		Section claire		»		»
	A		Bourgeon		Très petite patte min.		2 ^e Patte min.
	A		»		Patte miniature		»
	A		»		»		»
	A		»		»		»

(1) A indique que l'amputation a été exécutée avant la mue, un nombre de jours correspondant au chiffre indiqué dans la ligne du haut.

β) Sections à l'insertion même du second chélopède.

Les amputations tout à fait basales provoquent de larges plaies d'où le sang coule abondamment durant quelques minutes. Si la Crevette succombe, c'est au cours des premières heures qui suivent l'opération. Quinze heures après l'ablation, une pellicule jaunâtre recouvre déjà la surface de section et 24 heures après, celle-ci est entièrement brune.

Ici également, l'apparition du bourgeon est conditionnée par la mue. Si l'ablation a été pratiquée quelques heures après le rejet de l'exuvie, jusqu'au prochain rejet de la carapace, on ne voit qu'une cicatrice brunâtre.

Il en est de même si l'excision a été opérée à 4 ou 5 jours de la mue.

Une section opérée à 11 jours, donne par contre un petit bourgeon lors de la mue.

Les croquis a, b, c, d de la fig. 12 représentent quelques stades de l'évolution du bourgeon, lorsque l'ablation de la pince a eu lieu quelques heures après une mue. Comme on peut le remarquer, le bourgeon atteint une taille très grande et se différencie tout comme les bourgeons obtenus aux autres niveaux étudiés. A la seconde mue de la Crevette, une patte miniature, très peu colorée, apparaît. Cette dernière est fonctionnelle (fig. 12, e). Très souvent, ces pattes miniatures dont la base est très fragile, se rompent au plan de moindre résistance.

Ces résultats montrent que pour les amputations totales des appendices locomoteurs, il existe également un moment bien défini où le bourgeon, formé sous la cuticule cicatricielle, possède une différenciation suffisante pour que la mue déclanche l'évolution d'un bourgeon accrescent. Ce stade critique dans la différenciation est atteint entre le 5^e et le 11^e jour. Si la différenciation du

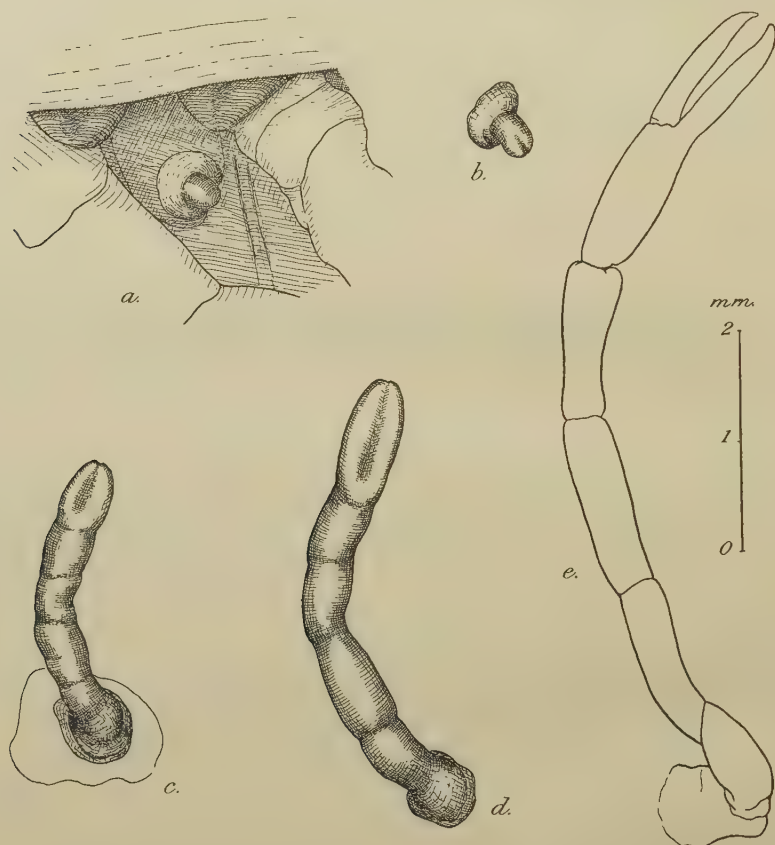


Fig. 12. — *Leander serratus*.

Amputation opérée à l'insertion du second chélicépède, quelques heures après une mue. Une cicatrice recouvre la blessure jusqu'à la mue suivante.

a. — Etat du bourgeon le lendemain de la première mue. Intervalle de temps entre la section et la mue : 16 jours.

b. — Etat du bourgeon 6 jours après la première mue.

c. — » 12 » »

d. — » 17 » »

e. — Patte miniature dégainée à la seconde mue.

Intervalle de temps entre la première et la seconde mue : 18 jours.

Taille de l'animal : 43,5 mm.

blastème n'est pas assez avancée lors de la mue, le développement du régénérat reste latent et c'est à la 2^e mue, qu'un bourgeon très différencié est mis au jour. Ce bourgeon grandit et il faudra encore une mue supplémentaire pour dégainer une patte miniature.

En dépit des nombreux accidents qui restreignent le nombre de résultats explicites, le succès de quelques-unes de ces expériences montre que chez les Crustacés, la régénération d'un membre entièrement supprimé est possible.

B. — AUTRES PÉRIOPODES

1. — SECTIONS AU PLAN DE MOINDRE RÉSISTANCE.

Je n'insisterai pas beaucoup sur les facultés régénératrices des autres périopodes. Ces derniers régénèrent avec la même rapidité qu'un chélipède de la seconde paire et les processus sont analogues.

Les croquis de la fig. 13 concernent la régénération d'un appendice de la première paire (petite pince).



Fig. 13. — *Leander serratus*.

Amputation du premier périopode, au plan de moindre résistance et quelques heures après une mue.

a. — Bourgeon 4 jours après la section.

b. — » 6 » »

c. — » 8 » »

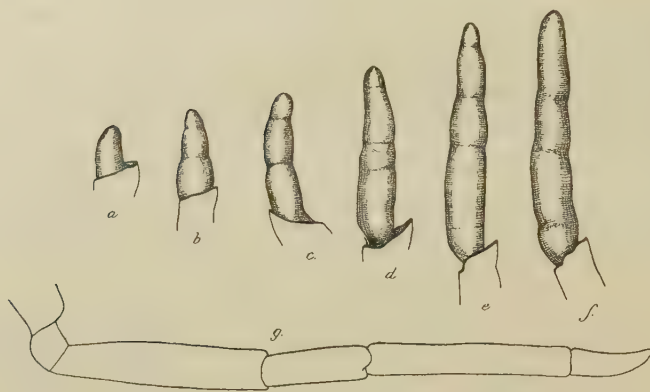
d. — » 10 » »

e. — Patte miniature dégainée lors de la première mue. Intervalle de temps entre la section et la première mue : 13 jours.

Taille de l'animal à la première mue : 47,5 mm.

Même échelle que la fig. 5.

Les croquis de la fig. 14 représentent différents stades obtenus au cours de la restauration d'un périopode de la troisième paire, également sectionné au plan de moindre résistance. Pour ce périopode, ainsi que pour ceux des quatrième et cinquième paires, les bourgeons ont l'extrémité effilée, puisque ces appendices se terminent par une griffe et non par une pince.

Fig. 14. — *Leander serratus*.

Amputation du troisième périopode, au plan de moindre résistance et quelques heures après une mue.

a. — Bourgeon 5 jours après la section.

b. — » 7 » »

c. — » 9 » »

d. — » 11 » »

e. — » 13 » »

f. — » 15 » »

g. — Patte miniature dégainée lors de la première mue. Intervalle de temps entre la section et la première mue : 16 jours.

Taille de l'animal à la première mue : 60,5 mm.

Même échelle que la fig. 5.

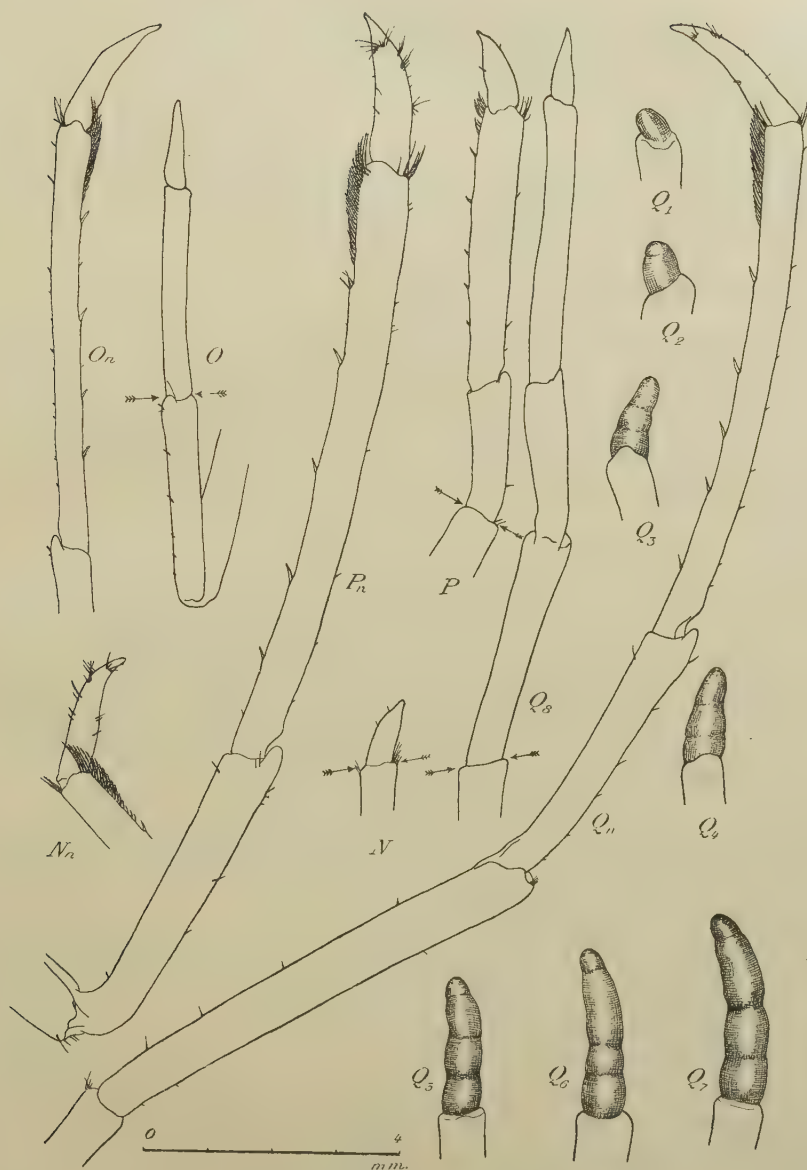
2. — SECTIONS OPÉRÉES A D'AUTRES NIVEAUX

Si je n'insiste pas beaucoup sur les processus de restauration des différents appendices, à partir du plan de moindre résistance, les sections effectuées à d'autres niveaux méritent que l'on s'y arrête plus longuement. Ces amputations ont été pratiquées entre le plan de moindre résistance et l'extrémité de la patte. Je les ai toutes opérées sur un périopode de la cinquième paire, car quel que soit le niveau auquel on effectue un traumatisme sur un appendice thoracique des trois dernières paires, il est rare que la partie restante de la patte soit rejetée ou arrachée par l'animal. J'ai obtenu des régénérats depuis l'ischiopodite jusqu'au dactylopodite, à la suite d'ablations opérées soit au niveau des articulations, soit au milieu des articles.

a) Sections opérées aux articulations.

α) A la limite distale de l'ischiopodite.

Comme le montrent les croquis Q_1 , Q_2 ... Q_7 de la fig. 15, les ablations entre l'ischiopodite et le méropodite sont suivies de bourgeonnement externe.

Fig. 15. — *Leander serratus*.

N. — Reconstitution lors de la première mue du dactylopodite du cinquième péréiopode, amputé quelques heures après une mue. Intervalle de temps entre la section et la mue : 18 jours. N_n, partie correspondante de l'appendice normal qui lui fait face.

Taille de l'animal lors de la première mue : 58 mm.

O. — Reconstitution lors de la première mue des deux articles distaux du cinquième péréiopode,

Ces bourgeons n'apparaissent pas aussi vite que lorsque l'amputation a été effectuée au plan de moindre résistance. En effet, même si la section a été faite quelques heures après la mue, 7 jours après, seulement, l'ischiopodite est surmonté d'un petit bourgeon. Ce dernier croît rapidement au cours des premiers jours puis reste dans un état stationnaire. Le croquis Q_s représente la restauration, en miniature, des quatres articles amputés. Le dessin Q_n montre les articles normaux du péréiopode indemne de la même paire.

β) *A la limite distale du méropodite.*

Le bourgeonnement externe a également lieu lorsque l'ablation intéresse les trois derniers articles. Le bourgeon apparaît encore plus tard, vers le 8^e ou 9^e jour, et sa taille finale est moindre que dans le cas précédent. Le dessin P de la fig. 15 représente la miniature obtenue et peut être comparé avec l'appendice normal qui lui fait face (P_n).

γ) *A la limite distale du carpopodite.*

Des sections opérées dans cette partie plus distale de la patte n'ont jamais provoqué l'apparition d'un bourgeon accrescent. On peut remarquer, tout au plus, une légère voussure à la limite distale du carpopodite ; celle-ci conservera le même aspect jusqu'à la mue. A cette mue, la partie terminale dont la patte a été amputée, est reformée (fig. 15, O). Le dessin O_n représente la portion correspondante de la patte symétrique.

amputés quelques heures après une mue. Intervalle de temps entre la section et la mue : 18 jours.
 O_n , partie correspondante de l'appendice normal qui lui fait face.

Taille de l'animal lors de la première mue : 53 mm.

P. — Reconstitution lors de la seconde mue des trois articles distaux du cinquième péréiopode, amputés 8 jours avant une mue. Intervalle de temps entre la première et la seconde mue : 21 jours.
 P_n , partie correspondante de l'appendice normal qui lui fait face.

Taille de l'animal lors de la première mue : 70,5 mm.

$Q_1, Q_2 \dots Q_7$. — Aspects du bourgeon apparu à la suite de l'amputation des 4 derniers articles, effectuée 5 jours avant une mue.

Q_1 . — Bourgeon à 5 jours de la première mue et 10 jours de la section.

Q_2 . — » 7 » 12 »

Q_3 . — » 9 » 14 »

Q_4 . — » 11 » 18 »

Q_5 . — » 14 » 19 »

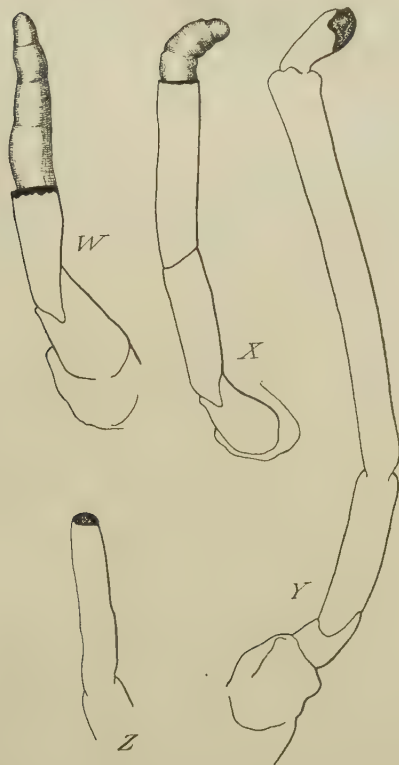
Q_6 . — » 16 » 21 »

Q_7 . — » 21 » 26 »

Q_8 . — Reconstitution de la partie amputée, lors de la seconde mue.

Q_n . Partie correspondante de l'appendice normal qui lui fait face.

Taille de l'animal lors de la seconde mue : 67 mm.

Fig. 16. — *Leander serratus*.

Amputations effectuées au milieu de l'ischiopodite (W), du méropodite (X), du carpopodite (Y) et du propodite (Z) sur les péréopodes de la cinquième paire, quelques heures après une mue.

W. — Aspect du bourgeon obtenu 15 jours après la section.

Taille de l'animal : 67 mm.

X. — Bourgeon obtenu 15 jours après la section.

Taille de l'animal : 58,5 mm.

Y. — Surface cicatricielle 15 jours après la section.

Taille de l'animal : 58 mm.

Z. — Surface cicatricielle 15 jours après la section.

Taille de l'animal : 63,5 mm.

Même échelle que la fig. 15.

δ) A la limite distale du propodite.

La surface de section reste brune et rigoureusement plane jusqu'à la mue qui met subitement au jour le dactylopodite régénéré (fig. 15, N). Le dactylopodite normal est dessiné à côté (fig. 15, N_n).

b) Sections opérées au milieu des articles.

Seules, les amputations effectuées au milieu de l'ischiopodite et du méropodite sont suivies du bourgeonnement externe. Au milieu du carpopodite, une

simple voussure indique que les processus régénérateurs doivent avoir lieu sous la cuticule cicatricielle.

Les dessins W, X, Y et Z de la fig. 16 sont relatifs à des amputations effectuées au milieu des 4 articles (ischiopodite, méropodite, carpopodite et propodite). Ces amputations ont été exercées, respectivement, sur 4 *Leander* différents, quelques heures après la mue. Les dessins de la fig. 16 montrent l'aspect des différentes surfaces de section 15 jours après que les amputations ont été opérées.

C. — ANOMALIE

Au cours de nombreuses expérimentations, je n'ai obtenu qu'un seul régénérat anormal.

Comme les flèches l'indiquent sur la fig. 17, A, l'amputation a été effectuée au niveau de l'insertion du dactylopodite du second chélipède et concerne les deux doigts de la pince. L'ablation a été exécutée sur un *Leander* de 70 mm., 19 jours avant une mue. La surface de section est restée brunâtre jusqu'à la mue. A ce moment est apparue la reconstitution miniature de la portion amputée. Or, ce régénérat est anormal, il possède une duplication du doigt fixe. En effet, le dessin A de la fig. 17 montre que le doigt fixe se bifurque dans sa partie distale en deux branches, déviées par rapport à la direction normale du doigt fixe et légèrement incurvées autour du doigt mobile. La branche supérieure possède une extrémité plus effilée et correspond vraisemblablement au doigt fixe primitif. Le dessin A' (fig. 17) représente l'anomalie, vue de profil.

J'ai maintenu cette Crevette en aquarium et, à la mue suivante, la formation anormale a fait place à un régénérat presque normal. Le croquis B de la fig. 17 représente la région distale du chélipède en question, après cette seconde mue. Il y a eu croissance du régénérat et le doigt fixe est encore incurvé. Examiné à un grossissement plus fort, on voit que ce dernier possède trois griffes (indiquées par des flèches, sur le dessin B') au lieu d'une seule. Si j'avais pu garder la Crevette plus longtemps, tout fait prévoir qu'à la mue suivante, le régénérat aurait repris un aspect tout à fait normal.

Dans l'historique de ce travail, j'ai montré, notamment, que les anomalies de la régénération ont, plus encore que l'étude des phénomènes réguliers, suscité l'intérêt des chercheurs. D'où la quantité de travaux et de notes qui traitent des " monstruosités " trouvées sur différents Crustacés.

Tous les exemples relatifs à des régénérats multiples concernent des Crabes,

des Homards ou des Écrevisses. Les monstruosités répondant à une duplication ou une trifurcation du doigt mobile de la pince sont plus fréquentes. De telles anomalies n'ont pas encore été signalées chez les *Leander serratus*. En effet,

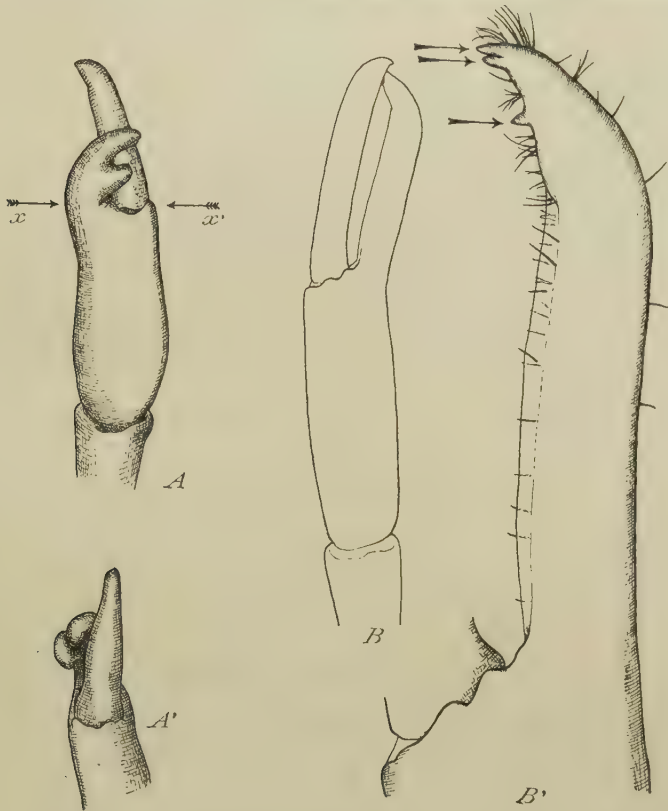


Fig. 17. — *Leander serratus*.

Reconstitution anormale obtenue à la suite de l'amputation simultanée des deux doigts de la pince du second chélopède. La section a été faite 18 jours avant la mue.

A. — Anomalie vue de face, après la première mue. Les flèches xx' indiquent le niveau auquel la section a été effectuée.

A'. — Anomalie vue de profil, également après la première mue.

Intervalle de temps entre la section et la première mue : 19 jours.

B. — Anomalie à la seconde mue qui suit la section.

B'. — Doigt fixe vu à un grossissement plus fort et montrant les trois dents anormales (flèches).

Intervalle de temps entre la première et la seconde mue : 19 jours.

Taille de l'animal à la première mue : 70 mm.

A, A' et B même échelle que la figure 15.

chez des Crustacés qui muent aussi souvent que des Crevettes, des régénérats monstrueux doivent avoir une existence très courte, puisque leur allure anormale disparaît ou s'atténue fortement à la mue suivante.

J'ai essayé de reproduire cette anomalie sur d'autres *Leander* et, jusqu'ici, je n'y suis pas parvenue. J'avais exécuté l'ablation des deux doigts distaux avec la précaution habituelle, c'est-à-dire, en faisant une section rapide avec de très bons ciseaux et non pas en procédant par arrachement ou par sections partielles répétées, modes qui occasionnent des blessures irrégulières auxquelles les anomalies sont le plus souvent imputées.

PRZIBRAM (1921) a proposé une interprétation générale pour toutes les formations multiples qui, pour lui, se ramèneraient au schéma des formations triples (*Bruch-Dreifachbildungen*). Les trois composants de l'hypermérogénat seraient : l'organe primitif non tombé et deux organes supplémentaires symétriques formés à partir des deux lèvres de la blessure. Les bifurcations étant alors expliquées par le fusionnement des deux derniers composants.

Il est évident que l'anomalie que j'ai observée n'est pas justiciable de la théorie de PRZIBRAM.

Je n'y reconnais aucun des cinq types d'anomalies décrits par ABELOOS (1932), chez *Portunus puber*.

On ne peut invoquer une lésion du régénérat, puisqu'il n'y a pas de bourgeon externe.

Je m'abstiendrai de formuler des hypothèses car elles ne pourraient avoir, tout au plus, qu'une valeur spéculative.

II. — *Athanas nitescens*

L'analyse macroscopique des processus régénérateurs chez les *Athanas* a été conduite de la même manière que pour *Leander serratus*.

J'ai, tout d'abord, observé le développement d'un régénérat d'une grosse pince (1^{re} paire de péréiopodes) à partir du plan d'autotomie.

La première série d'amputations a été faite immédiatement après la mue.

Ensuite, j'ai opéré des ablations, toujours au même niveau, mais à des temps de plus en plus éloignés d'une mue.

Comme les *Athanas* présentent un dimorphisme sexuel très net des pinces de la première paire, j'ai considéré séparément les mâles et les femelles. Je rappelle que toutes les femelles étaient ovigères et que l'incubation dure de 15 à 17 jours, quelle que soit la taille.

1. — *Sections de la grosse pince, au plan d'autotomie, immédiatement après la mue.*

Considérons, en premier lieu, dans ses grandes lignes, l'évolution d'un bourgeon, chez un *Athanas* mâle,

L'hémorragie consécutive à l'opération est à peu près nulle. Rappelons que, chez *Athanas*, nous avons admis une véritable autotomie des fortes pinces de la première paire. Or, lors de l'autotomie, la perforation réduite qui laisse tout juste passer le sang et les nerfs de la patte, est immédiatement bouchée par un coagulum sanguin. Ce coagulum paraît très mince. La surface de section ne prend même pas un aspect brunâtre. Elle est, tout au plus, jaunâtre et, dans les 24 heures, elle devient claire et boursoufflée. Le second jour qui suit l'amputation, elle possède soit une voussure, soit déjà un bourgeon hémisphérique. Dès le 3^e jour, ce bourgeon présente à son extrémité la première trace de la fente longitudinale. Au 4^e jour, cette dernière s'indique nettement avec le dactylopodite en retrait, face à l'extrémité distale du propodite (futur doigt fixe de la pince). Le 4^e jour également, deux constriction transversales se laissent deviner et ces dernières sont nettement marquées vers le 5^e jour. A ce moment, le bourgeon a une longueur de 1,5 mm. environ. Les jours suivants, le bourgeon croît, la constriction longitudinale de la pince est de plus en plus longue et les anneaux sont de plus en plus soulignés. A partir du 9^e jour, des chromatophores rouges et blancs apparaissent.

Les dessins A, B... J de la fig. 18 montrent les aspects journaliers d'un bourgeon et les croquis K, L, M, de la fig. 19, représentent les pattes miniatures successives, chez un même *Athanas* mâle, amputé de la grosse pince.

La différenciation du régénérat, chez un *Athanas* femelle, est identique. Seule, la taille des bourgeons et des pattes est toujours plus petite. La femelle possède, en effet, des pinces plus petites et plus frêles que le mâle.

2. — Sections au plan d'autotomie, à des temps variables par rapport à la mue.

J'ai opéré l'ablation de la pince soit sur un grand nombre d'*Athanas* pris au hasard des récoltes, soit sur des individus maintenus déjà en captivité et dont la dernière date de mue m'était connue. Ainsi, j'avais de grandes chances pour que les animaux amputés muent à des temps variables par rapport à la date de section.

Considérons les changements externes qui s'opèrent dans l'évolution du bourgeon, quand la mue survient au cours de chacune des trois périodes de la différenciation.

Lorsque la mue a lieu 24 ou 48 heures après l'ablation, c'est-à-dire, pendant la période de cicatrisation, les processus régénérateurs ne sont aucu-

nement influencés ; l'apparition du bourgeon se fait normalement, vers le second jour.

Si la mue intervient 2, 3 ou 4 jours après la perte du chélicède, le bourgeon qui était déjà apparu, continue son évolution jusqu'à la mue suivante.

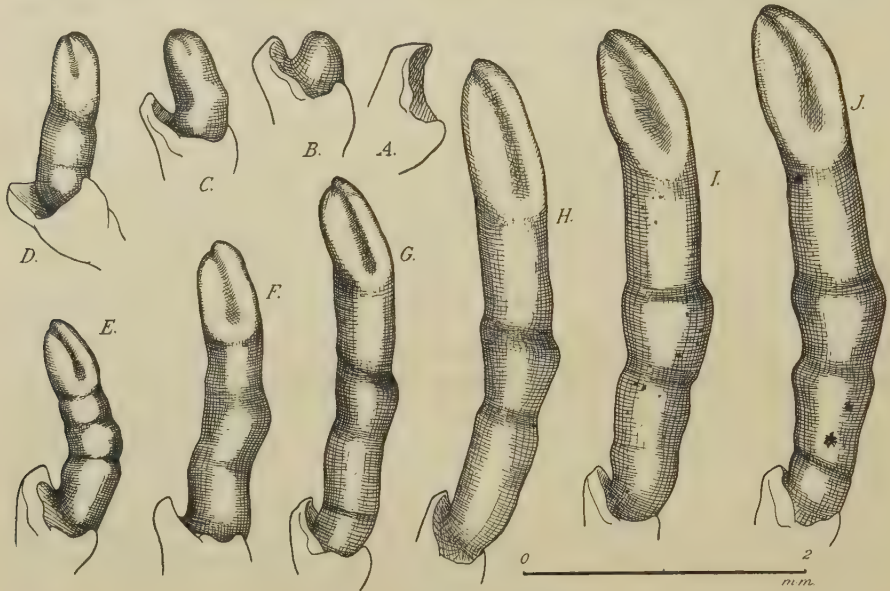


Fig. 18. — *Athanas nitescens*.

Évolution du régénérat d'un premier chélicède (grosse pince) amputé au plan de moindre résistance quelques heures après une mue. Les croquis ont été faits journellement. Le croquis A a été exécuté le lendemain de la section et le croquis J, la veille de la mue. Dans le croquis I, les chromatophores rouges qui viennent d'apparaître ont été figurés. Dans le croquis J, les chromatophores blancs qui n'existaient pas la veille, ont été dessinés ; les rouges plus nombreux qu'au stade précédent, n'ont pas été représentés. Intervalle de temps entre la section et la mue : 11 jours.

Tailles de l'animal : à la section, 17,5 mm. ; à la première mue, 18 mm.

Au contraire, si la mue a lieu au delà du 5^e jour, le bourgeon fait place à une pince miniature. Celle-ci est d'autant plus grande que la mue intervient plus tard.

Chez les *Leander*, j'ai délimité les deux dernières périodes de l'évolution du bourgeon par un seuil critique de différenciation tel que, si la mue survient pendant la seconde période, le bourgeon continue son évolution jusqu'à la mue suivante, tandis que si elle intervient au cours de la troisième période, il apparaît une patte miniature.

Chez les *Athanas*, quand la mue survient au 5^e jour, elle dégaîne déjà une patte miniature, pas tout à fait formée : les doigts de la pince restent écartés

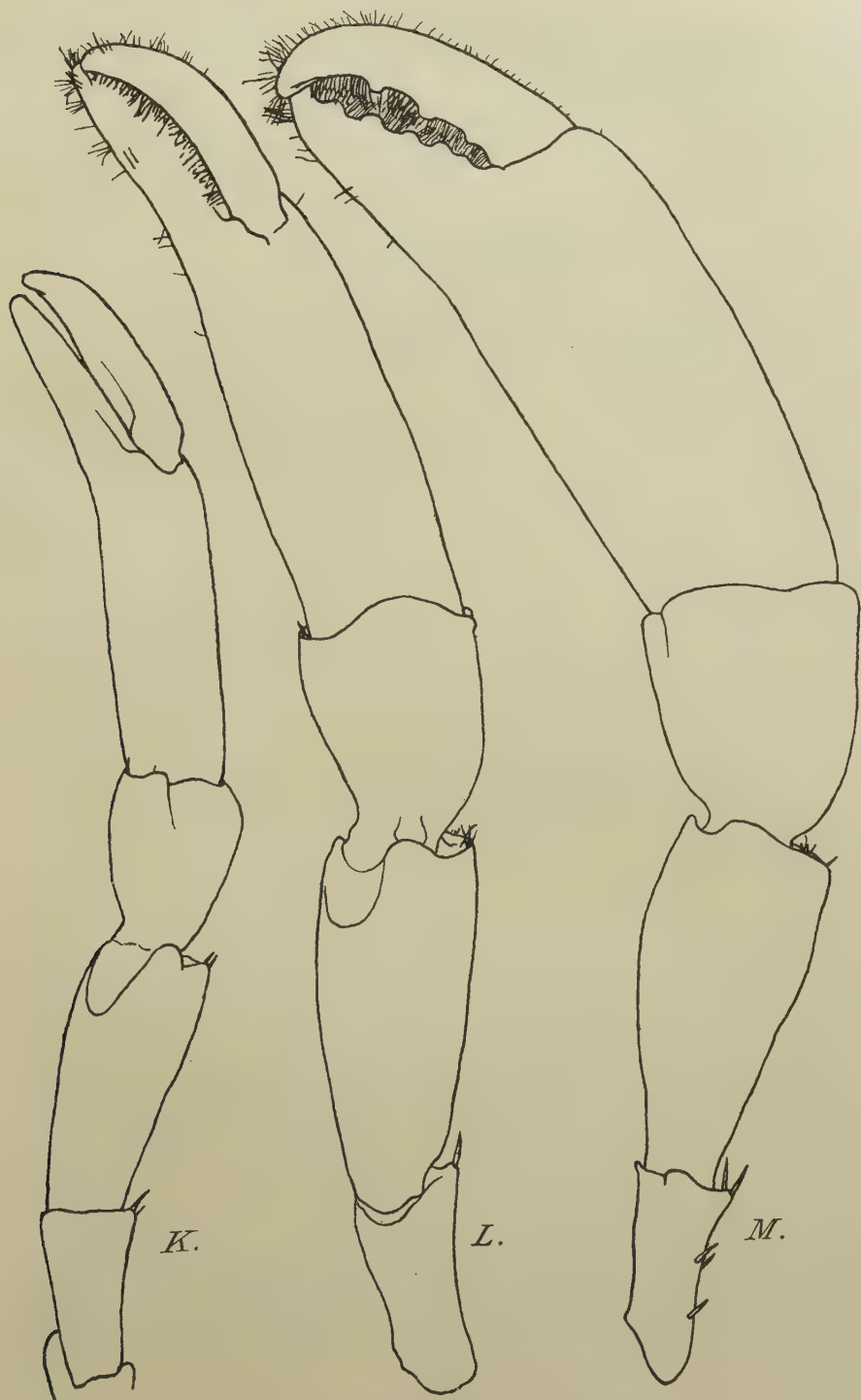


Fig. 19. — *Athanas nitescens*.

Comme les processus régénérateurs se succèdent très rapidement, la loi énoncée pour *Leander serratus* se modifie de la façon suivante :

Chez *Athanas nitescens*, le temps minimum nécessaire à la reconstitution d'une pince (miniature) est réduit au tiers de l'intervalle de temps séparant deux mues consécutives.

III. — *Crangon crangon*

Pour cette espèce, comme pour les précédentes, j'ai effectué des amputations d'une des pinces de la première paire, au plan de moindre résistance, soit quelques heures après une mue, soit à des temps variables par rapport à la mue.

J'ai également opéré des sections à d'autres niveaux, dans la partie distale de la patte. De tels traumatismes, même effectués sur la première paire de péréiopodes, n'entraînent pas le rejet du tronçon de patte restant. Chez les *Crangon*, en effet, il n'est jamais question d'autotomie et la cassure qui finit par se produire après arrachement de la patte, n'a pas toujours lieu rigoureusement au même niveau. C'est pourquoi, il est préférable d'effectuer les amputations avec des ciseaux, sous le binoculaire.

En dernier lieu, j'ai vérifié que les autres péréiopodes régénéraient comme les pinces.

A. — PREMIER PÉRÉIOPODE (pince)

1. — Sections au plan de moindre résistance.

a) Immédiatement après la mue.

Une section effectuée à la limite distale du basipodite est suivie d'une cicatrisation rapide de la plaie ; en peu d'heures, le moignon restant se couvre non pas d'une croûte jaunâtre ou brunâtre, mais d'une pellicule colorée en noir intense par de la mélanine. Un examen attentif, répété journellement, montre que cette couche cicatricielle reste intacte sur toute son étendue : aucune tâche claire, aucun gonflement ne se manifeste à la surface jusqu'à la mue qui suit l'ablation. Cette mue fait apparaître directement une patte miniature (fig. 20, T₁). Cette patte est encore imparfaite : le dactylopodite n'est pas recourbé à angle droit sur le propodite et la dent latérale et terminale du propodite est à peine maquée. L'appendice néoformé ne porte aucun poil. Il reste identique à lui-même jusqu'à la prochaine mue. A ce moment, la patte régénérée accuse un certain accroissement, le dactylopodite est fonctionnel et forme la pseudo-pince avec la dent du propodite ; quelques poils

sont apparus (fig. 20, T_2). A la troisième mue, la pince est à peu près normale. T_n représente l'appendice normal symétrique, lors de la 2^e mue qui suit l'amputation.

Donc, à aucun moment, il n'y a de bourgeon accrescent ; la néoformation s'effectue à l'intérieur du moignon et à l'abri sous la surface cicatricielle.

Ces observations répétées sur de nombreux individus ont toujours donné des

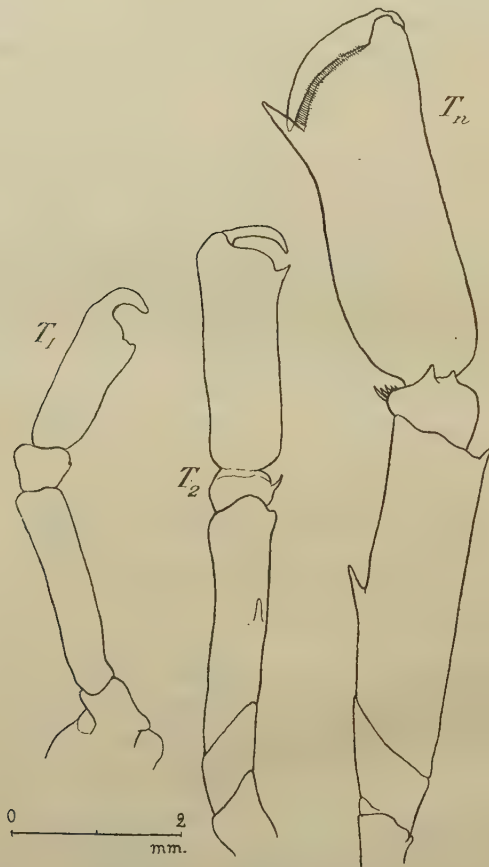


Fig. 20. — *Crangon crangon*.

Amputation du premier chélopède entre le basipodite et l'ischipodite, quelques heures après une mue.

T_1 . — Première patte miniature dégainée lors de la première mue.

Intervalle de temps entre la section et la mue : 11 jours.

T_2 . — Seconde patte miniature obtenue lors de la seconde mue.

Intervalle de temps entre la première et la seconde mue : 12 jours.

T_n . — Chélopède normal lors de la seconde mue.

Taille de l'animal à la première mue : 36,5 mm.

résultats identiques. Il s'agit là d'un mode de régénération très particulier des appendices locomoteurs.

b) *Sections au plan de moindre résistance, à des temps variables par rapport à la mue.*

Considérons, en second lieu, les cas où la mue intervient à des temps de plus en plus éloignés de l'amputation.

Si la mue survient dans les deux jours qui suivent la lésion, la surface cicatricielle n'accuse aucune modification jusqu'à la mue suivante qui, cette fois, dégainera une patte miniature.

Lorsque la mue a lieu de trois à six jours après la perte de l'appendice, on voit apparaître, à ce moment, une espèce de petit bourgeon dont la croissance, jusqu'au prochain rejet de la carapace, est à peu près négligeable (fig. 21, S_1 et S_2). La patte miniature ne sera mise au jour qu'à la seconde mue.

Enfin, si la mue s'effectue au delà du sixième jour après l'ablation, il apparaît immédiatement une patte miniature. Cette patte miniature est encore peu développée et n'est pas fonctionnelle (fig. 21, V).

Les pattes miniatures dégainées soit à la première mue, soit à la seconde, ont des dimensions d'autant plus grandes et leur extrémité subchéliforme est d'autant mieux formée que la durée d'évolution du blastème a été plus longue. Ces pattes miniatures grandissent et se rapprochent de la taille de l'appendice normal, au cours des mues qui suivent.

Ces faits montrent que, dans le cas du *Crangon*, il y a une étape morphologique critique qui correspond à une différenciation suffisante pour que le bourgeon, dissimulé sous la surface de section, puisse libérer une patte à la mue. Cette étape se place entre le 6^e et le 7^e jour après l'amputation, pour des individus de taille moyenne (35 mm. environ) et au 8^e jour pour des individus plus grands (40 à 50 mm.).

Ce moment précis de l'évolution du blastème correspond au " seuil critique de différenciation ". Il représente le temps minimum nécessaire pour qu'à la mue, le régénérat se transforme en une patte. Or, pour les *Crangon* tout comme pour les *Leander*, le seuil critique de différenciation du régénérat se place aux deux tiers de l'intervalle de temps séparant deux mues consécutives.

Je rappelle que les mues des *Crangon* se succèdent très rapidement : durant la saison d'été, les individus moyens muent tous les 10 à 12 jours ; les exemplaires de plus de 40 mm. muent, en général, tous les 12 à 14 jours.

Si la mue survient quelques heures avant que le seuil de différenciation

soit atteint, le régénérat présente une allure intermédiaire entre un bourgeon et une patte miniature. Les constrictions des articles sont déjà bien marquées, mais les articulations ne sont pas fonctionnelles : le dactylopodite reste en extension au lieu d'être rabattu sur le propodite et la croissance est rigou-

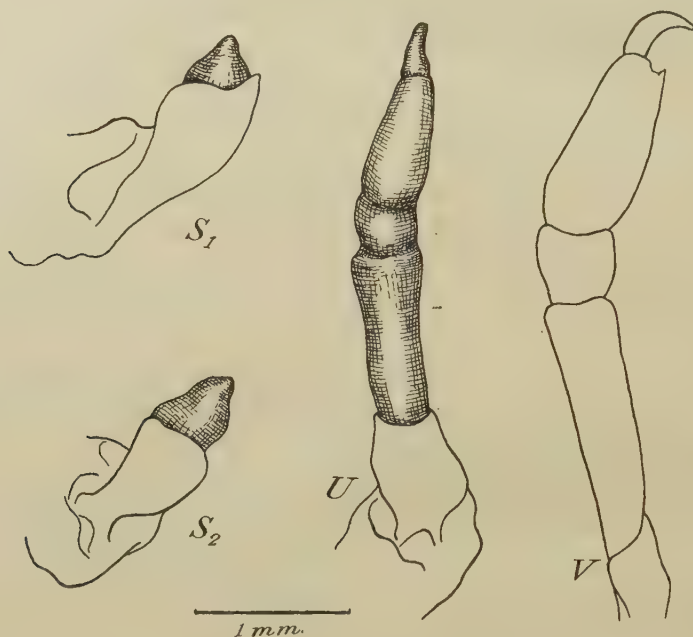


Fig. 21. — *Crangon crangon*.

Amputation du premier chélopède entre le basipodite et l'ischiopodite, à des temps variables par rapport à la mue.

S₁ et S₂. — Amputation 4 jours avant la mue. S₁, aspect du bourgeon le lendemain de cette première mue. S₂, aspect du bourgeon la veille de la seconde mue.

Intervalle de temps entre la première et la seconde mue : 11 jours.

Taille de l'animal à la première mue : 38 mm.

U. — Aspect d'un bourgeon obtenu à la mue. Celle-ci a eu lieu 6 jours après l'amputation.

Taille de l'animal à la mue : 32 mm.

V. — Patte miniature dégainée à la mue. Cette dernière est survenue 7 jours après l'amputation.

Taille de l'animal à la mue : 33,5 mm.

reusement nulle jusqu'à la mue suivante (fig. 21, U). Au seuil même, la patte miniature est très petite et pas tout à fait motile (fig. 21, V).

Dans le tableau T, je condense les résultats essentiels de cette étude.

TABLEAU T

AMPUTATIONS EFFECTUÉES AU PLAN DE MOINDRE RÉSISTANCE, A DES TEMPS VARIABLES PAR RAPPORT A LA MUE

AMPUTATION (nombre de jours avant la mue)		1 ^{re} MUE	État du régénérat entre la 1 ^{re} et la 2 ^e mue	2 ^e MUE	État du régén. après la 2 ^e mue					
8	7	6	5	4	3	2	1			
								A (1)	Cicatrice	Patte miniature
								A	»	»
								A	Cicatrice	Bourgeon qui grandit peu
								A	»	»
								A	»	»
								A	»	»
								A	Bourgeon bien développé qui ne grandit plus	»
								A	Petite patte miniature	2 ^e Patte miniature
								A	Patte miniature	»

A, indique que l'amputation a été exécutée, avant la mue, un nombre de jours correspondant au chiffre indiqué dans la ligne du haut.

2. — Sections opérées à différents niveaux.

a) Des amputations effectuées à la mue, entre les différents articles ou au milieu des articles, ne sont pas suivies de l'apparition d'un bourgeon accrescent. Ici, également, une cicatrice noire recouvre l'extrémité du moignon. A la mue, seulement, les articles amputés sont restitués en miniature.

b) J'ai également exécuté des sections à divers niveaux et à des temps de plus en plus éloignés d'une mue.

α) Entre l'ischiopodite et le méropodite.

Une section opérée à trois jours de la mue donne un petit bourgeon qui reste à l'état stationnaire jusqu'au prochain rejet de la carapace de l'animal.

Si l'opération a été exécutée 5 jours avant la mue, le bourgeon qui apparaît est un peu plus grand. Il a 0,5 mm. et 11 jours après, il n'a atteint que 0,65 mm.

Si la mue survient 6 jours 1/2 après l'ablation, un gros bourgeon apparaît, dont les constriction des articles et le dactylopodite en extension montrent bien que le seuil critique de différenciation du blastème est sur le point d'être franchi.

β) *Entre le méropodite et le carpopodite.*

Une amputation effectuée 10 jours avant la mue, n'a donné au moment où cette dernière s'est produite qu'un gros bourgeon avec le dactylopodite en extension. Le *Crangon*, il est vrai, était de grande taille (50 mm.).

γ) *Entre le carpopodite et le propodite.*

La mue survenant 12 jours après la lésion, a donné naissance à un bourgeon. Chez un autre individu, où la mue s'est produite 15 jours après l'ablation, cette dernière a dégainé la miniature de la partie distale supprimée. Donc, le seuil de différenciation du blastème a dû être franchi entre le 12^e et le 15^e jour. Les *Crangon* expérimentés étaient de taille moyenne (de 30 à 40 mm.).

Les amputations effectuées au milieu des articles sont suivies des mêmes phénomènes.

B. — AUTRES PÉRIÉOPODES

J'ai effectué des amputations, au plan de moindre résistance, sur d'autres périéopodes. Les processus de régénération sont en tous points semblables à ceux que j'ai décrits pour la première paire de pattes.

Ainsi, un périéopode de la 5^e paire, amputé au plan de moindre résistance 7 jours avant la mue, a donné, au moment où cette dernière est survenue, la miniature de l'appendice.

CONCLUSIONS

Leander serratus

1. — J'ai obtenu expérimentalement, sur les pattes locomotrices, des régénérats à tous les niveaux de section, depuis l'insertion jusqu'à l'extrémité distale. Une exception, cependant, est à signaler pour la grosse pince : les amputations entre le plan de moindre résistance et la limite distale du carpopodite, ont toujours été suivies du rejet de la partie restante.

2. — Il se forme toujours un bourgeon accrescent, même sans intervention d'une mue, lorsque les ablations sont faites au plan de moindre résistance et à n'importe quel niveau de l'ischiopodite et du méropodite.

3. — Pour les amputations basales, opérées depuis le corps de l'animal jusqu'au plan de moindre résistance, les processus régénérateurs s'effectuent à l'abri de la cuticule cicatricielle. Un bourgeon accrescent n'apparaît à l'extérieur que lorsque la membrane cicatricielle tombe, lors d'une mue.

4. — A la suite des sections effectuées au delà du méropodite (carpopodite, propodite, dactylopodite), il n'y a jamais formation d'un bourgeon accrescent.

5. — En opérant ces diverses espèces d'ablations à des moments de plus en plus éloignés d'une mue, j'ai pu mettre en évidence qu'il existe, au cours de l'évolution du régénérat, une étape de différenciation morphologique telle que si l'animal mue :

a) Le bourgeon externe fait place à la miniature de la partie de patte excisée (sections au plan de moindre résistance et dans les deux articles qui suivent : ischiopodite et méropodite).

b) Le blastème en voie de développement sous la cuticule cicatricielle, donne un bourgeon accrescent (sections basales depuis l'insertion jusqu'au plan de moindre résistance).

c) Le régénérat qui évolue sous la cicatrice, fait place, d'emblée, à la miniature de la partie distale amputée (sections concernant les trois derniers articles distaux).

6. — Cette étape, dans l'évolution des processus régénérateurs, qui correspond à une différenciation morphologique suffisante pour que la mue dégage un régénérat bien plus évolué (a. un bourgeon externe devenant un appendice miniature ; b. un blastème en formation sous la cuticule cicatricielle donnant un bourgeon ; c. un régénérat latent dégainant d'emblée la miniature de la partie enlevée), je l'ai appelée dans les trois cas : " *seuil critique de différenciation* ".

J'ai pu le déterminer exactement pour quelques niveaux d'amputation :

a) Le seuil critique de différenciation des bourgeons formés au plan de moindre résistance, se place entre le 8^e et le 11^e jour, pour des *Leander* de 25 à 50 mm. A partir de ce moment, on obtient toujours, en cas de mue, la miniature de la partie de patte amputée.

b) Le seuil critique de différenciation du blastème, pour les ablations exécutées entre le coxopodite et le basipodite, se place au 4^e jour qui suit l'amputation. Si la mue survient après le 4^e jour, on a toujours un bourgeon de plus en plus évolué et qui continue à croître. La miniature des articles amputés ne sera mise au jour qu'à la mue suivante.

c) Pour le chélipède de la 2^e paire, sectionné entre le carpopodite et le propodite, la mue fait apparaître la miniature de la partie amputée le 15^e jour qui suit l'amputation.

7. — Dans un seul cas, j'ai obtenu un régénérat anormal. L'anomalie s'est considérablement atténuée à la mue suivante.

Athanas nitescens

8. — Les processus régénérateurs, à partir du plan d'autotomie, s'extériorisent par le développement d'un bourgeon qui apparaît très vite et se différencie rapidement.

9. — Pour cette espèce, également, en opérant des sections au plan de moindre résistance, à des temps de plus en plus éloignés de la mue, j'ai pu saisir le moment critique où le bourgeon atteint une différenciation suffisante pour dégainer un appendice miniature en cas de mue. Ce *seuil critique* se place à la fin du premier tiers de l'intervalle de temps séparant deux mues consécutives.

Crangon crangon

10. — A aucun niveau, même pas au plan de moindre résistance, il n'y a apparition d'un bourgeon après amputation. C'est là un mode de régénération très particulier des appendices locomoteurs. Il est très différent, tout d'abord, de celui que l'on observe chez toutes les autres Crevettes étudiées. Les autres espèces telles que *Leander serratus*, *Leander squilla*, *Athanas nitescens*, *Hippolyte varians*, *Spirontocaris cranchi*, présentent le mode de régénération des Crustacés Macroures. Il se forme un bourgeon accrescent, qui se développe en extension (Cf. CH. PÉREZ, 1932). Le mode de régénération des *Crangon* ne se compare pas non plus à celui des Crustacés Brachyours. Chez ces derniers, le régénérat se développe à l'abri d'une poche chitineuse et extensible, à l'intérieur de laquelle il pousse avec ses articles repliés.

Cette découverte montre combien il faut être prudent lorsque l'on induit une loi, à partir d'un petit nombre d'espèces observées dans un groupe.

11. — Des amputations effectuées à la mue, au plan de moindre résistance ou à un autre niveau, donnent d'emblée, à la mue suivante, la miniature de la partie amputée. Si les amputations sont effectuées à des temps variables par rapport à une mue, il y a également, dans l'évolution du régénérat en voie de formation sous la cuticule cicatricielle, une étape de différenciation telle que la mue provoque l'apparition d'une patte miniature. Pour le niveau de moindre résistance, ce seuil critique se place à la fin du 2^e tiers de l'intervalle de temps séparant deux mues consécutives, tout comme chez *Leander serratus*.

Ces expériences concernant la recherche précise du temps minimum nécessaire à la reconstitution des appendices amputés, n'ont jamais été tentées sur des Crustacés. Les auteurs ont toujours étudié les processus régénérateurs chez des Crustacés qui muent très rarement et qui, le plus souvent, dégagent à la mue un appendice nouvellement reconstitué de taille presque normale. Il est, en effet, moins aisé de rechercher ce temps minimum chez de grands Homards, par exemple, qui mettent deux ans pour reformer une pince, ou même chez des plus petits de 18 cm. de long qui demandent de 16 à 18 mois, ou bien encore chez des femelles mûres de *Potamobius* dont la réédification d'un appendice amputé est encore plus longue : 3 à 4 ans,

CHAPITRE II

ÉTUDE DE LA CROISSANCE NORMALE DU RÉGÉNÉRAT

1. — *Leander serratus*

A. — RÉGÉNÉRATION DU SECOND PÉRIOPODE, A PARTIR DU PLAN DE MOINDRE RÉSISTANCE.

1. — CROISSANCE DU BOURGEON.

a) *Sections à la mue.*

J'ai fait une étude systématique de la croissance du bourgeon en expérimentant des Crevettes de tailles variées, opérées quelques heures après la mue. Les régénérats ont été soumis à des mensurations quotidiennes. Dans le tableau U, j'ai rassemblé les longueurs journalières des bourgeons de *Leander* dont les tailles s'échelonnent de 18,5 à 76 mm. Ces expériences ont été effectuées exclusivement sur des femelles non ovigères et ne préparant certainement pas une ponte.

En construisant des représentations graphiques individuelles, j'ai obtenu des courbes de croissance dont l'allure varie avec la taille des individus : ce sont tantôt des droites, tantôt des courbes en S. Afin d'analyser ce phénomène, j'ai calculé des moyennes en groupant les animaux expérimentés par classes de tailles de 10 en 10 mm. Comme les points figuratifs se confondent pour les individus de 20 à 30 mm. et de 30 à 40 mm., j'ai rassemblé toutes ces tailles dans la même classe. A l'aide de ces chiffres, j'ai construit les courbes de croissance moyenne figurées dans le graphique 1.

Si l'on considère l'allure générale de ces courbes, on peut dire que, pour des animaux dont la taille est comprise entre 20 et 60 mm., ce sont sensiblement des droites. Cependant, dans les 24 heures qui précèdent la mue, la croissance diminue de façon assez nette (1). Pour des animaux dont la taille est

(1) Lorsque la fréquence des mues est ralentie, en automne, par exemple, la courbe se termine par un véritable palier.

TABLEAU U

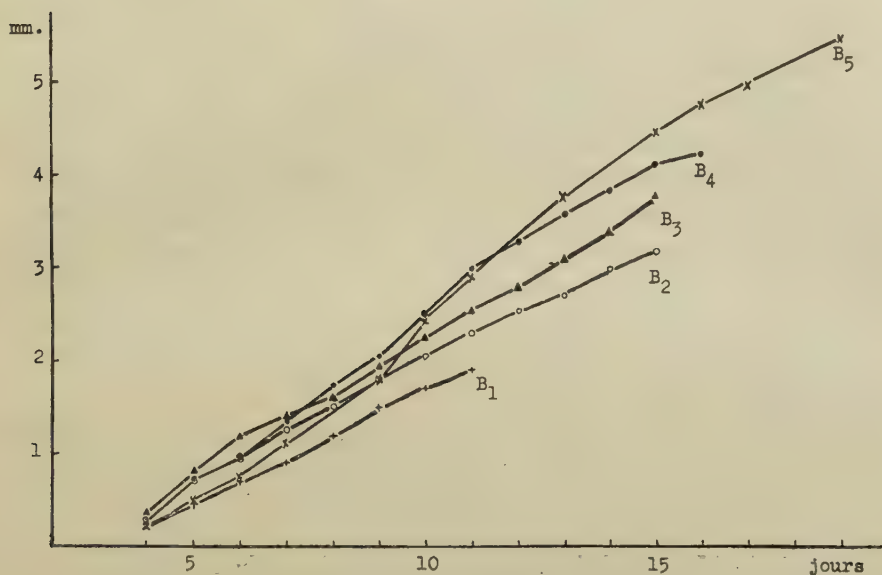
Taille (1) des <i>Leander</i> expérimentés	LONGUEURS JOURNALIÈRES DES BOURGEONS (1)																		
	3e	4e	5e	6e	7e	8e	9e	10e	11e	12e	13e	14e	15e	16e	17e	18e	19e	20e jour	
18,5	V(1)	0,3					1,5	M(1)	4,0(1)										
19,2	"	0,3					1,5												
26,0	"	0,2				1,25	1,5	M	4,5										
26,0	"	0,2		0,4			1,0	M	3,5										
28,0	"	0,3	0,5	0,8		1,0	1,3	2,1	2,25										
29,5	"	0,2	0,4	0,5	0,8	1,2	1,5	1,6	1,9										
33,5	"	0,3	0,5	0,8	0,9	1,2	1,4	1,5	1,6	2,0									
42,0	"	0,3	0,7	1,0	1,25	1,5	1,8	2,1	2,3	2,6		5,8	6,1						
49,0	"	0,3	0,7	0,9	1,1	1,5	1,8	2,0	2,3	2,5	2,6	M	8,5						
55,5	"	0,3	0,7	1,1	1,25	1,4	1,6	1,8	1,95	2,1	2,3	3,0	3,2	M	10,5				
58,0	"	0,3	1,0	1,25	1,5	1,8	2,25	2,7	3,2	3,5	3,8	4,1	4,5	M	9,5				
58,5	"	0,3	0,7	1,2	1,5	1,7	2,0	2,3	2,5	2,9	3,25	3,6	3,8	M	11,5				
61,0	"	0,2	0,7	0,9	1,2	1,6	2,1	2,5	2,8	3,2	3,4	3,5	M	11					
64,0	"	0,3	0,8	0,9	1,3	1,6	2,1	2,7	3,2	3,5	3,7	4,1	4,3	4,7	M	13,5			
67,5	"	0,2	0,7	1,0	1,5	1,9	2,0	2,5	3,0	3,2	3,5	3,8	4,1						
69,5	"	0,3	0,75	1,0	1,4	1,8		2,5	3,0	3,3	3,6	4,0	4,2						
72,0	"	0,2	0,5	0,7	1,1		1,7	2,3	2,7		3,6		4,4	4,8	5,0		5,5	M 15,5	
76,0	"	0,2	0,5	0,8			1,9	2,6	3,1		3,9		4,6						

(1) Toutes les longueurs sont exprimées en mm. V = Vousaure. La désignation M signifie mue et le chiffre qui suit indique la longueur de la patte miniature.

supérieure à 70 mm., la courbe figurative est différente : elle a une forme en S avec un point d'inflexion entre le 9^e et le 10^e jour.

L'examen de ces courbes, construites par rapport aux mêmes axes et avec les mêmes unités, est intéressant à un autre point de vue.

Si l'on considère les 7 ou 8 premiers jours, on peut constater que, pour des temps égaux et pour des individus de plus en plus grands, les régénérats



Graphique I. — *Leander serratus*.

Courbes représentant la croissance moyenne des bourgeons, obtenus après amputation du second chélopède, au plan de moindre résistance, quelques heures après une mue.

- B₁. — Courbe concernant des animaux de 18 à 40 mm.
 B₂. — » » 40 à 50 »
 B₃. — » » 50 à 60 »
 B₄. — » » 60 à 70 »
 B₅. — » » 70 à 80 »

sont de plus en plus grands, mais seulement, jusqu'à une certaine limite de taille, celle de la maturité sexuelle. Au-dessus de 50 mm. les régénérats sont, au contraire, d'autant plus petits que les animaux sont plus grands.

Si l'on dépasse le 11^e jour, toutes les courbes s'étagent dans l'ordre des tailles des animaux considérés. Donc, à partir de ce moment, à des animaux de plus en plus grands correspondent aussi des régénérats de plus en plus grands.

Entre le 8^e et le 11^e jour, il y a une phase de transition, c'est le début de la 3^e période de croissance du régénérat.

Il est évident que des courbes de croissance de régénérats, chez d'autres Crustacés, à mues plus espacées, ont une allure différente : très inclinées au début, elles finissent par être horizontales (PRZIBRAM, 1908).

b) Sections à des temps variables par rapport à la mue.

J'ai également suivi la croissance du bourgeon en opérant des ablations de chélipèdes, à des temps de plus en plus éloignés d'une mue.

Le graphique II montre combien les points figuratifs relatifs aux tailles journalières des bourgeons, s'échelonnent différemment. Les courbes C_1 , C_2 , C_3 et C_4 représentent la croissance de bourgeons apparus à la suite d'amputations exécutées respectivement à 1 jour, 5 jours, 10 jours et 11 jours d'une mue. Dans le cas de la courbe C_n , l'ablation a été faite à la mue. Les flèches dessinées sur le graphique indiquent le moment où une mue s'est produite. Les courbes C_2 et C_3 montrent nettement le retard puis l'accélération dans la croissance du bourgeon occasionnés par la préparation de la mue et le rejet de la carapace.

Par contre, lorsque la mue a lieu plus tard, à 11 jours de l'amputation (C_4), la courbe de croissance n'est guère différente de celle relative à une section pratiquée immédiatement après une mue (C_n).

La courbe C_1 décèle, pour une raison individuelle, une croissance très lente après la mue. Après le 10^e jour, le bourgeon accuse subitement une croissance plus forte, ce qui lui permet d'atteindre finalement une taille normale.

On peut conclure de cette étude que : *l'allure des courbes de croissance des bourgeons de régénération dépend, à la fois, de la taille de l'animal et du moment précis auquel l'ablation a été exécutée. Ce moment doit être défini par rapport à la mue.*

2. — CROISSANCE DES PATTES MINIATURES

Dans la majorité des groupes possédant la faculté de régénérer un organe amputé, la variation quantitative du phénomène est directement accessible à tous les instants. En effet, qu'il s'agisse du membre amputé d'un têtard de Batracien ou de la portion sectionnée du corps d'une Planaire, la partie extirpée est reconstituée progressivement et l'on peut observer tous les intermédiaires, entre une cicatrice et un terme final semblable à l'organe supprimé. Les mesures montrent qu'un tel régénérat croît constamment et que la courbe

Graphique II. — *Léander serratus*.

Courbes représentant la croissance individuelle des bourgeons obtenus après amputation du second chélopède, au plan de moindre résistance, chez des animaux opérés à des temps variables par rapport à la mue.

C_1 . — Courbe concernant un animal de 48 mm., amputé 1 jour avant une mue.

C_2 . — Courbe concernant un animal de 43 mm., amputé 5 jours avant une mue.

C_3 . — Courbe concernant un animal de 53 mm., amputé 10 jours avant une mue.

C_4 . — Courbe concernant un animal de 52,5 mm., amputé 11 jours avant une mue.

C_n . — Courbe concernant un animal de 49 mm., amputé quelques heures après une mue.

figurant la croissance par rapport au temps a l'allure soit d'une courbe en S (fig. 22, A), soit d'une juxtaposition de plusieurs courbes en S, soit enfin d'une courbe constamment concave vers l'axe des temps (fig. 22, B).

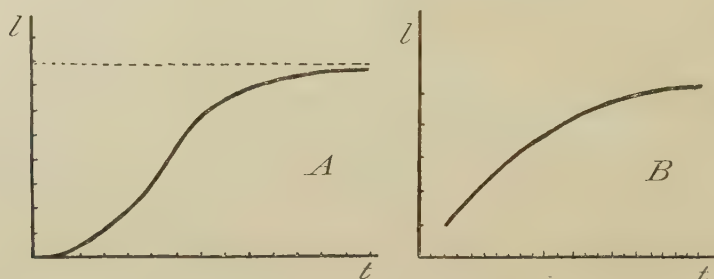
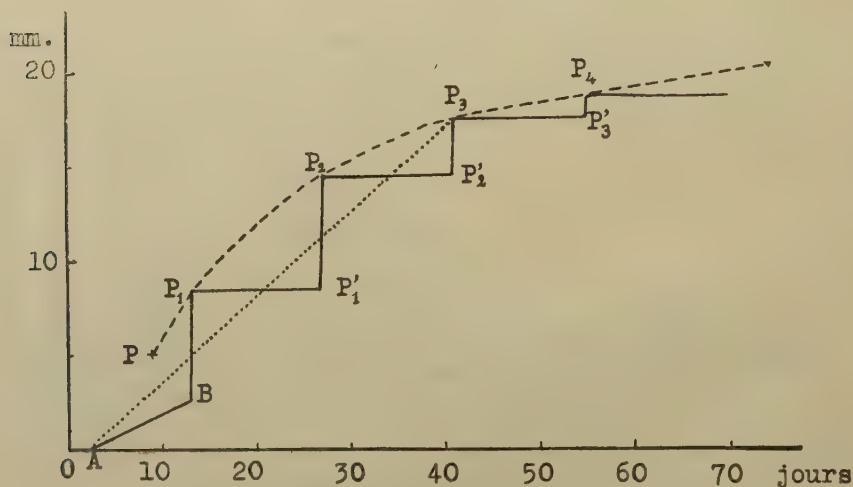


Fig. 22. — Les deux principaux types de courbes représentant la croissance des régénérats. (Longueur en fonction du temps).

Si l'on considère, au contraire, la régénération d'un appendice de Crustacé, de *Leander serratus* par exemple, nous savons que l'ensemble du phénomène se compose de l'évolution d'un bourgeon accrescent puis de l'apparition, après chaque mue, de pattes miniatures successives. Celles-ci se rapprochent chaque fois de la longueur de l'appendice normal mais leurs dimensions restent inchangées entre deux mues consécutives. La courbe de croissance par rapport au temps (Graphique III) se compose d'une première partie AB, représentant



Graphique III. — *Leander serratus*.
Croissance du régénérat (bourgeon et pattes successives).

la croissance du bourgeon, puis de segments très inclinés (BP_1 , P'_1P_2 , P'_2P_3 , etc.) reliés par des paliers. La dénivellation entre deux paliers successifs devient de plus en plus faible et, au bout d'un certain nombre de mues, lorsque l'appendice a atteint la longueur normale, les dénivellations correspondent à la croissance normale de l'appendice considéré.

Une courbe semblable à celle que je viens de décrire, rend compte d'une façon fidèle des processus tels qu'ils apparaissent à nos yeux. Cependant, elle ne pénètre plus l'intimité du phénomène de croissance à partir du moment où la première patte miniature s'est formée. En effet, la présence du revêtement chitineux externe conditionne entièrement la croissance qui, en ce qui concerne les dimensions linéaires, ne peut s'extérioriser que pendant les courts instants où l'animal est encore mou (mue). Or, l'évolution du régénérat continue à se poursuivre et sa croissance latente obéit à des lois qu'il ne paraît pas possible d'élucider. On peut cependant, en première approximation et de façon toute théorique, admettre une représentation graphique telle que la courbe P_1 , P_2 , P_3 ... joignant les points figuratifs des longueurs des pattes, aux instants des mues (voir graphique III).

*
* * *

Le fait que la mue ne se répète pas à intervalles égaux, chez des *Leander* de même taille et que la périodicité des mues peut être la même chez des animaux de taille très différente, complique sérieusement l'étude de certains problèmes, tels que l'influence de l'âge sur la croissance du régénérat, l'influence du niveau d'amputation sur l'activité régénératrice, etc.

Il me paraît illogique, comme certains auteurs l'on fait, de prendre comme unité de temps l'intermue. Le tableau V indique combien la périodicité des mues peut varier pour des animaux de taille comparable, élevés dans les mêmes conditions et qui ont subi le même genre de traumatisme. D'autre part, toutes mes expériences n'ont pu être faites exactement au même moment ; or, une différence de 15 jours ou un mois est déjà susceptible d'influencer la périodicité des mues.

Il est erroné de vouloir comparer les résultats de processus régénérateurs, après des temps d'évolution différents. C'est pourquoi, je me suis efforcée de définir une caractéristique permettant de comparer l'activité de régénération à un instant donné et à la suite d'amputations exercées à différents niveaux. Des formules variées ont été proposées et appliquées aux Arthropodes.

PRZIBRAM (1917), dans ses recherches sur la régénération des pattes de *Sphodromantis bioculata*, utilise un *quotient de régénération* défini de la façon suivante :

$$\frac{\text{Vitesse de régénération}}{\text{Vitesse de croissance normale}} = \frac{\frac{\text{Longueur du régénérat après le temps } T}{\text{Longueur du régénérat avant le temps } T}}{\frac{\text{Longueur de la partie à régénérer après le temps } T}{\text{Longueur de la partie à régénérer avant le temps } T}}$$

L'auteur emploie comme unité de temps globale (c'est-à-dire, non définie en jours) l'intervalle séparant deux mues consécutives. D'autre part, PRZIBRAM propose une formule permettant de calculer la vitesse de régénération ($\frac{R}{r}$) à partir de : la taille du régénérat (r), la taille totale de l'appendice (Z), la longueur de la partie restante (n), une constante (K), le temps d'évolution du régénérat (t) et la vitesse de croissance normale (v_w).

$$Z - n - r = \frac{K}{t v_w} \frac{R}{r}$$

ZELENY (1909) définit un taux spécifique de régénération ("specific rate") qui est la longueur régénérée par mm. de partie amputée et par jour. Pour les animaux sans mues, le temps considéré par l'auteur est le nombre de jours écoulés entre l'ablation et l'instant considéré. Par contre, pour les Crustacés, l'auteur utilise tantôt la mue comme unité de temps (appendices de *Cambarus*), tantôt un nombre de jours (appendices de *Palaemonetes vulgaris*). Dans le cas de cette Crevette, ZELENY a toujours pratiqué ses mesures 8 jours après l'ablation.

Pour ma part, trouvant la caractéristique de ZELENY très commode, je l'ai adoptée mais en la modifiant :

1° Pour rendre les chiffres plus maniables, le taux spécifique de régénération est évalué pour 100 mm. de partie à régénérer.

2° J'envisage la longueur (en mm.) de la partie à régénérer et non la longueur céphalothoracique de l'individu.

3° Le temps sera toujours défini comme le nombre total de jours pendant lequel le régénérat a évolué. J'ai fait remarquer p. 97 que lorsqu'il s'agissait de bourgeons de régénération, la taille de ceux-ci, au cours de leur différenciation, n'est pas toujours proportionnée à la taille des animaux.

Pour la facilité de l'exposé, je désignerai par la lettre ρ , le taux spécifique ou l'activité régénératrice ainsi calculée :

$$\rho = \frac{\text{Longueur du régénérat} \times 100}{\text{Longueur de la partie à régénérer} \times \text{temps (jours)}}$$

Ceci étant défini, j'exposerai les résultats numériques obtenus. Je suivrai le même plan que celui adopté précédemment au cours de l'étude descriptive de l'apparition des régénérats.

*
* * *

a) *Sections effectuées à la mue et au plan de moindre résistance.*

Dans le tableau V, j'ai rassemblé des mesures relatives à des *Leander* femelles de tailles variées (20 à 82 mm.), dont une pince a été sectionnée au plan de moindre résistance, quelques heures après la mue. J'indique, pour chaque animal, la longueur maximum du bourgeon (L_b), le nombre de jours entre la section et la mue suivante (T_1), la longueur de la patte miniature (L_1), puis les longueurs (L_2 , L_3) des pattes obtenues après les mues successives et enfin la durée des intermues (T_2 , T_3). La taille indiquée dans la première colonne a été mesurée après la mue qui suit l'ablation, c'est-à-dire, lors de l'apparition de la première patte miniature; les autres tailles ont été mesurées après les mues suivantes. A chaque mue, j'ai indiqué la longueur (L_n ou L'_n ou L''_n) de la patte normale mesurée au même moment que le régénérat.

L'examen du tableau V permet de constater que la longueur maximum du bourgeon et la longueur de la première patte miniature varient dans le même sens que la taille des individus considérés.

La patte miniature est l'expression de la différenciation du bourgeon au moment de la mue et cette différenciation dépend évidemment du temps pendant lequel elle a pu se produire. Comme la répétition des mues successives varie avec la taille de la Crevette et avec différents autres facteurs, il est assez difficile, à première vue de découvrir la part qui revient à chacun des deux éléments essentiels: taille (c'est-à-dire, âge) et durée de l'évolution du phénomène.

Ensuite, on remarque également que la taille de la première patte miniature présente un rapport constant avec la taille du bourgeon.

En ce qui concerne un bourgeon qui a évolué pendant toute la période séparant deux mues, l'examen du rapport $\frac{L_1}{L_b}$ (tableau V, colonne 8) fournit une règle: *l'appendice qui se dégage à la mue est sensiblement trois fois plus long que le bourgeon dont il provient.*

Cette règle subit des fluctuations qui s'expliquent quand on considère la durée des intermues. En effet, chaque fois que l'intermue est relativement de courte durée pour la taille envisagée (exemples: D, G, N, O, Q, R, T, W, X, AA),

AMPUTATION DU SECOND CHÉLIPÈDE (G)
 IMMÉDIATEMENT

DÉSIGNATION	TAILLE APRÈS LA 1 ^{re} MUE	T ₁	1 ^{re} MUE		L _n	ρ	2 ^e MUE	
			L _b	L ₁			$\frac{L_1}{L_b}$	Taille après la 2 ^e mue
	mm.	Jours	mm.	mm.	mm.			mm.
A	20,1	10	1,2	3,5	7,8	4,48	2,9	
B	23,5	11	1,4	4,5	9,1	4,49	3,2	
C	25,5	11	1,5	4,5	9,7	4,21	3,0	
D	26,0	10	1,4	4,3	9,9	4,34	3,1	
E	26,5	12	1,8	5,4	10,0	4,45	3,0	27,8
F	29,5	11	1,8	5,2	10,8	4,38	2,9	30,8
G	32,0	8	1,25	4,0	11,6	4,31	3,2	33,4
H	36,0	13	2,4	6,9	12,8	4,15	2,9	38,0
I	43,0	13	2,8	8,0	15,7	3,92	2,9	
J	45,5	13	3,0	8,4	16,5	3,92	2,8	47,2
K	46,5	14	3,0	9,0	16,6	3,87	3,0	48,0
L	49,0	17	4,2	11,5	17,6	3,84	2,7	
M	51,2	16	4,0	11,0	18,4	3,74	2,7	52,6
N	51,6	12	2,8	8,5	18,4	3,85	3,0	53,5
O	52,8	12	2,6	8,5	18,7	3,79	3,3	
P	53,0	17	4,0	11,75	18,8	3,68	2,9	
Q	53,5	15	3,6	11,0	19,2	3,82	3,0	54,7
R	58,5	16	3,8	11,6	20,8	3,48	3,0	
S	61,0	17	5,0	12,5	21,6	3,40	2,5	
T	61,8	16	3,8	11,5	21,8	3,30	3,0	63,0
U	63,0	16	4,5	13,0	22,4	3,32	2,9	
V	63,5	18	5,0	13,2	23,4	3,13	2,6	65,5
W	64,2	17	4,0	12,5	23,0	3,20	3,1	
X	64,6	16	3,8	11,75	23,2	3,17	3,1	
Y	65,0	17	4,8	12,8	23,5	3,20	2,7	
Z	66,4	21	6,5	16,0	24,6	3,10	2,5	68,2
AA	67,7	18	5,0	14,8	25,2	3,26	3,0	69,7
AB	70,0	18	5,0	14,5	25,7	3,13	2,9	72,0
AC	82,0	20	6,5	17,5	29,9	2,92	2,7	84,0

(1) T₁ : temps au bout duquel s'effectue la 1^{re} mue après l'amputation ; T₂, T₃ intervalles des mues suivantes.

L_b : taille maximum du bourgeon la veille de la 1^{re} mue, après l'amputation.

L₁, L₂, L₃ : longueurs de la patte régénérée après les 1^{re}, 2^e et 3^e mues.

L_n, L'_n, L''_n : longueurs de la patte normale correspondant à L₁, L₂, L₃.

ρ : taux spécifique de régénération (voir page 102).

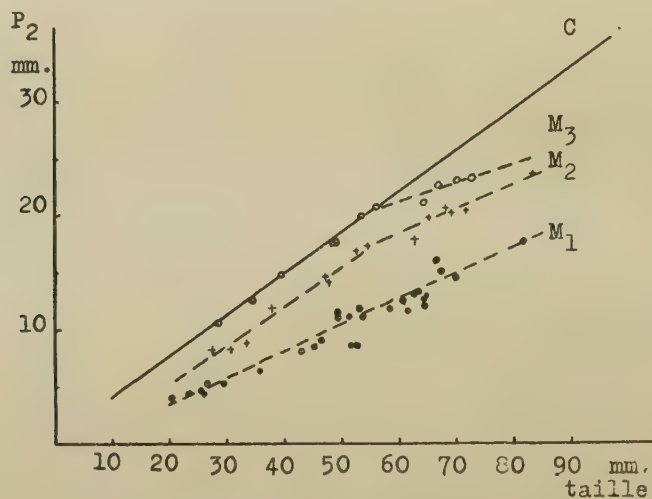
) AU PLAN DE MOINDRE RÉSISTANCE,
LA MUE.

	T_2	L_2	L'_n	3 ^e MUE		T_3	L_3	L''_n	ρ''
				ρ'	Taille après la 3 ^e mue				
Jours	mm.	mm.			mm.	Jours	mm.	mm.	
11	8,1	10,3	3,42	28,7	12	10,6	10,6	2,86	
11	8,4	11,2	3,40						
13	8,8	12,0	3,49	34,5	13	12,5	12,5	2,94	
12	11,8	14,2	3,32	39,5	11	14,8	14,8	2,78	
14	14,5	17,0	3,16	48,5	14	17,5	17,5	2,44	
12	13,9	17,3	3,09	49,0	15	17,5	17,6	2,42	
14	16,8	19,8	2,83	53,5	15	20,1	20,1	2,22	
14	15,5	19,0	3,14						
16	17,2	19,6	2,83	56,0	16	20,5	20,5	2,13	
18	17,7	22,4	2,32	64,5	17	21,0	23,0	1,79	
19	19,8	24,0	2,23	67,0	18	22,5	24,8	1,68	
16	20,5	25,0	2,22						
17	20,1	25,6	2,24	70,8	18	22,9	26,0	1,66	
19	20,2	26,5	2,29	73,0	19	23,0	26,8	1,53	
20	23,5	30,6	1,92						

le rapport $\frac{L_1}{L_b}$ a une valeur plus élevée. Au contraire, quand l'espace de temps séparant deux mues est très long (exemples : L, M, S, Z), ce rapport est nettement plus faible. Si l'on considère maintenant des tailles de plus en plus grandes et des intermues normales (exemples : A, B, C, E, F, H, I, J, K, U, Y, AB, AC), le rapport décroît assez régulièrement de 3,1 à 2,7.

Ces données suffisent à prévoir quelle sera la longueur de la patte fournie par un bourgeon donné, si la mue intervient à l'instant considéré.

J'examinerai, maintenant, le nombre de mues nécessaires à la reconstitution de la patte normale.



Graphique IV. — *Leander serratus*.

Courbes représentant les tailles des pattes miniatures successives en fonction de la taille des animaux (femelles). L'amputation a été pratiquée quelques heures après une mue.

M_1 . — Première patte miniature obtenue après la première mue.

M_2 . — Seconde patte miniature obtenue après la seconde mue.

M_3 . — Troisième patte miniature obtenue après la troisième mue.

C. — Courbe représentant la longueur normale du second chélopède.

Dans le graphique IV, la droite C représente la longueur normale du second chélopède des femelles, en fonction de la taille. Les courbes M_1 , M_2 , M_3 sont relatives aux pattes miniatures obtenues après les première, seconde et troisième mues. On voit que les courbes M_3 et C sont confondues sur la plus grande partie de leur longueur. En termes plus précis : pendant la saison d'été, chez tous les exemplaires dont la taille est inférieure à 56-57 mm., le

second chélipède atteint sa longueur normale à la troisième mue qui suit l'amputation. Pour des exemplaires plus grands, il faut quatre mues ou peut-être un bien plus grand nombre encore.

Je ne donnerai aucune autre valeur à ce graphique puisque l'intervalle de temps entre deux mues n'est pas une unité de temps acceptable.

On peut donc dire que, pour un animal de 55 à 56 mm., la durée de régénération de la patte coïncide avec la durée de trois mues consécutives et si l'on s'en rapporte au tableau V, on voit qu'elle est exactement de 47 jours.

Comme les jeunes Crevettes rejettent leur carapace à des intervalles de temps beaucoup plus rapprochés, on peut conclure, d'une façon absolue, que la durée de régénération de l'appendice augmente avec la taille (c'est-à-dire avec l'âge) de l'animal.

Je noterai enfin que l'apparition de la seconde patte miniature peut se compliquer, exceptionnellement, d'un phénomène de compensation, c'est-à-dire, d'un accroissement de taille très élevé. Ainsi, une Crevette qui a donné une patte miniature anormalement petite à la première mue, donne une seconde patte miniature de taille normale. Par exemple, une Crevette de 51,6 mm. (= ex. N, tableau V) donne au bout de 12 jours, une patte très petite de 8,5 mm. A la seconde mue, 14 jours après, la seconde patte miniature a 15,5 mm.

b) Sections effectuées à des temps variables par rapport à la mue.

J'ai groupé, dans le tableau W, les données relatives aux amputations opérées au plan de moindre résistance, à des temps variables par rapport à la mue.

Il est intéressant de comparer les résultats numériques de ce tableau avec ceux du tableau V.

On constate, immédiatement, que lorsque l'amputation a été opérée dans les 10 jours qui précèdent une mue (AD à AM), il se produit un retard dans les premiers processus de la régénération. En effet, pour qu'il y ait la moindre apparence de bourgeon la veille de la mue, il faut que l'ablation soit pratiquée 6 jours au moins avant la chute de la carapace. Par contre, si la section est opérée plus de 11 jours avant la mue, lorsque cette dernière survient, le bourgeon atteint un développement égal à celui que présente, au bout du même temps, un bourgeon résultant d'une ablation effectuée quelques heures après la mue (tableau V).

Si l'on considère maintenant le rapport $\frac{L_1}{L_b}$, on voit qu'il varie entre 3,6 pour les temps d'évolution très courts du bourgeon (11 jours) et 2,6 pour les

TABLEAU W (1)
AMPUTATIONS DU SECOND CHÉLIPÈDE (GROSSE PINCE) AU PLAN DE MOINDRE RÉSISTANCE,
A DES TEMPS VARIABLES PAR RAPPORT A LA MUE

DÉSIGNATION	Nombre de jours entre l'amputation et la 1 ^{re} mue	TAILLE (2)	État du régénérat immédiatement après la 1 ^{re} mue		Évolution du régénérat jusqu'à la 2 ^e mue					2 ^e MUE		État du régénérat après la 2 ^e mue		$\frac{L_1}{L_b}$	ρ
			L' b	L' b	L' b	L' b	L' b	L' b	L' b	L' n	T ₂	L' n	L' n		
	Jours	mm.	mm.		mm.	mm.	mm.	mm.	mm.	mm.	Jours	mm.	mm.		
AD	1	51,5				2,8					15	Patte miniature	9,0	3,2	3,06
AE	2	62,5				4,3					18	»	13,0	3,0	2,89
AF	4	58,3				0,2	5,2				17	»	13,2	2,5	3,00
AG	4	66,8				0,2	5,3				18	»	14,5	2,7	2,75
AH	5	45,0				0,5	3,8				13	»	9,5	2,5	3,22
AI	6	60,8				1,0	5,0				15	»	13,6	2,7	3,03
AJ	8	55,6				0,9	5,2				15	»	14,0	2,7	3,12
AK	9	71,5				1,0	6,0				20	»	15,6	2,6	2,12
AL	10	54,8				1,25	5,1				15	»	14,2	2,8	2,94
AM	10	67,0				1,2	5,6				17	»	14,5	2,6	2,24
AN	11	54,0			Patte miniature										
AO	11	52,0				L' b								3,6	3,04
AP	12	46,0			»	1,8									
AQ	13	50,6			»	2,1								3,3	3,44
AR	14	53,5			»	2,5								3,3	3,64
AS	15	52,2			»	3,0								3,0	3,72
AT	15	57,5			»	3,2								3,2	3,79
AU	15	57,8			»	3,4								3,2	3,94
AV	15	58,5			»	3,3								3,4	3,55
AW	17	60,0			»	3,5								3,4	3,78
AX	18	74,2			»	3,8								3,2	3,81
					»	4,6								2,7	3,44
					»	4,8								2,8	2,78

(1) L' b, L' b' : longueurs des bourgeons la veille et le lendemain de la 1^{re} mue. — L' b : longueur maximum du bourgeon. — L' n : longueur de l'appendice normal à partir du plan de moindre résistance. — L' n : longueur de la 1^{re} patte miniature. — T₂ : intervalle de temps entre la 1^{re} et la 2^e mue. — ρ : taux spécifique de régénération (voir p. 102).

(2) La taille a été mesurée après la mue correspondant à l'apparition de la 1^{re} patte miniature.

TABLEAU X (1)

AMPUTATIONS DU SECOND CHÉLIPÈDE (GROSSE PINCE) A DIVERS NIVEAUX SITUÉS AU-DELA DU PLAN DE MOINDRE RÉSISTANCE

DÉSIGNATION	NIVEAU DE L'AMPUTATION	Nombre de jours entre l'amputation et la 1 ^{re} mue	TAILLE APRÈS LA 1 ^{re} MUE	État du régénér. immédiatement avant la 1 ^{re} mue.		Évolution du régénérat entre la 1 ^{re} et la 2 ^e mue					2 ^e MUE		État du régénérat après la 2 ^e mue				TAILLE APRÈS LA 2 ^e MUE
						L ₁	L _n	ρ	T ₂	Jours	Reconstitution miniature	L ₂	L' _n	ρ'			
BA	Entre carpo- et propodite	Jours 3	mm. 63,5	Cicatrice brune													mm. 65,5
BB	»	15	62,0	»	Reconstitution miniature	2,5	7,5	2,22									
BC	»	18*	65,0	»	»	3,0	8,5	1,96									
BD	»	19*	70,0	»	»	3,3	9,0	1,93									
BE	Région basale du propodite (Fig. 9)	16*	57,0	»	»	2,0	6,1	2,05									
BF	Amputation du doigt fixe (P ₂ gauche)	15*	48,5	»	»	1,75	3,1	3,75									
	Amputation du doigt mobile (P ₂ droit)			»	»	1,95	3,2	4,06									
BF	Amputation du doigt mobile	22*	70,2	»	»	3,2	4,5	3,23									

(1) L₁, L₂ : longueurs du régénérat après la 1^{re} et la 2^e mue ; L_n, L'_n : longueurs normales correspondant à L₁ et L₂ ; T₂ : intervalle de temps entre la 1^{re} et la 2^e mue ; ρ et ρ' : taux spécifique de régénération (v. p. 102) après la 1^{re} et la 2^e mue.

(*) Amputations effectuées quelques heures après une mue.

TABLEAU Y (1)
AMPUTATIONS DU SECOND CHÉLIPÈDE (GROSSE PINCE), A LA LIMITE DISTALE DU COXOPODITE

DÉSIGNATION	Nombre de jours entre l'amputation et la 1 ^{re} mue	TAILLE (2)	État du régénér. immédiat avant la 1 ^{re} mue			Évolution du régénérat jusqu'à la 2 ^e mue			2 ^e MUE			État du régénérat. après la 2 ^e mue			3 ^e MUE			État du régénérat. après la 3 ^e mue			$\frac{L_1}{L_b}$	ρ
			L _b		T ₂	L _b		T ₂	L ₁		L _n	L ₁		L _n	L _b		T ₃	L ₁		L _n		
CA	Jours 3	mm. 56,0	Cicatrice			Cicatrice		Jours 13	Bourgeon jusqu'à la 3 ^e mue		mm. 6,4	mm. 13,6		mm. 22,6	mm. 16		Patte miniature		mm. 22,6	mm. 22,6	2,1	1,88
CB	4	66,5	»			Voussure, puis bourgeon accrescent			»			»			»		»					
CC	5	54,5	»			Bourgeon accrescent			»			»			»		»					
CD	10	49,0	»			»			»			»			»		»					
CE	11	45,5	»			»			»			»			»		»					
CF	13	57,2	»			»			»			»			»		»					
CG	15	53,2	»			»			»			»			»		»					
CH	16*	59,5	»			»			»			»			»		»					
CI	17*	63,0	»			»			»			»			»		»					

- (1) L_b, L₁, L_n, T₂, T₃, ρ définis comme pour les 3 tableaux précédents.
 (2) La taille a été mesurée après la mue correspondant à l'apparition de la 1^{re} patte miniature.
 (*) L'astérisque indique que l'amputation a été effectuée quelques heures après une mue.

temps les plus longs (27 jours) et cela, pour des animaux qui sont tous de tailles comparables. Ce rapport est très voisin de 3 lorsque la durée d'évolution du bourgeon est sensiblement égale à l'intervalle de temps habituel, séparant deux mues. Ces résultats concordent avec ceux qui résultent de l'examen du tableau V.

B. — RÉGÉNÉRATION DU SECOND PÉRÉIOPODE, A PARTIR DE NIVEAUX
D'AMPUTATION VARIÉS.

1. — *Au delà du plan de moindre résistance.*

Je condense dans le tableau X, les données relatives aux expériences d'amputation faites sur le second chélipède, à différents niveaux, situés au delà du plan de moindre résistance.

Comme je l'ai dit précédemment, je n'ai obtenu des régénérats qu'au delà de la limite distale du carpopodite. En deçà de ce niveau, le tronçon de patte restant, est arraché par la Crevette, depuis le plan de moindre résistance.

Pour les niveaux signalés dans le tableau X, il n'y a jamais eu formation de bourgeon accrescent.

2. — *En deçà du plan de moindre résistance.*

a) *A la limite distale du coxopodite.*

Le tableau Y résume mes résultats numériques concernant des amputations du second chélipède, effectuées à la limite distale du coxopodite.

A ce niveau, rappelons que le bourgeon évolue très lentement. Il ne peut dégainer une patte miniature qu'après la seconde mue qui suit l'amputation, aussi finit-il par atteindre une très grande taille.

On constate de plus, que le rapport de l'appendice miniature au bourgeon ($\frac{L_1}{L_b}$) est relativement faible. Ce résultat est en parfait accord avec ce que j'ai fait remarquer précédemment.

b) *A l'insertion de la patte.*

Le tableau Z concerne les ablations complètes de la patte. L'évolution du bourgeon est également très longue, si bien que la valeur du rapport $\frac{L_1}{L_b}$ est encore plus faible que dans le cas précédent.

TABLEAU Z (1)
AMPUTATION DU SECOND CHÉLIPÈDE (GROSSE PINCE) A L'INSERTION

DÉSIGNATION	Nombre de jours entre l'amputation et la 1 ^{re} mue	TAILLE (2)	État du régénér. immédiatement avant la 1 ^{re} mue			Évolution du régénérat jusqu'à la 2 ^e mue			État du régénérat après la 2 ^e mue			État du régénérat après la 3 ^e mue			$\frac{L_1}{L_b}$	ρ
			1 ^{re} MUE	L _b	T ₂	2 ^e MUE	L ₁	L _n	L _b	T ₃	3 ^e MUE	L ₁	L _n	L _b		
DA	Jours 4	mm. 69,0	Cicatrice			Cicatrice										
DB	11	49,2	»			Bourgeon accrescent										
DC	16*	44,0	»			»										
DD	16*	56,2	»			»										
DE	28*	47,5	»			»										

(1) L_b, L₁, L_n, T₂, T₃, ρ sont définis comme dans les tableaux précédents.

(2) La taille a été mesurée après la mue correspondant à l'apparition de la 1^{re} patte miniature.

(*) Amputations effectuées quelques heures après une mue.

TABLEAU AA (1)

AMPUTATIONS DU 5^e PÉRÉOPODE A DIFFÉRENTS NIVEAUX, DEPUIS LE PLAN DE MOINDRE RÉSISTANCE
JUSQU'À L'INSERTION DU DACTYLOPODITE

DÉSIGNATION	NIVEAU DE LA SECTION	T ₁	TAILLE (2)	État du régénér. immédiatement avant la 1 ^{re} mue					Évolution du régénérat entre la 1 ^{re} et la 2 ^e mue					État du régénérat après la 2 ^e mue					L ₁ L _b	?			
				1 ^{re} MUE					2 ^e MUE														
				L _b	L ₁	L _n	L _b	T ₂	L _b	L ₁	L _n	L _b	T ₂	L _b	L ₁	L _n							
EA	Entre basi- et ischiopodite	Jours	mm.																				
EB	»	11	52,5	Bourgeon																			
EC	»	12	50,5	»	3,0																		
ED	»	14*	47,8	»	3,5																		
EE	Milieu de l'ischiopodite	17*	62,0	»	4,4																		
EF	Entre ischio- et méropodite	18	61,0	»	2,3																		
		5	62,5	Cicatrice																			
EG	Milieu du méropodite	16*	57,0	Bourgeon	1,1																		
EH	»	21*	62,1	»	1,6																		
EI	Entre méro- et carpodite	8	67,5	Voussure																			
EJ	Milieu du carpodite	16*	46,5	Cicatrice																			
EK	Entre carpo- et propodite	14*	48,5	»																			
EL	»	19*	53,0	»																			
EM	Milieu du propodite	17*	59,0	»																			
EN	Entre pro- et dactylopodite	17*	58,2	»																			

(1), (2) et ?. Ont la même signification que dans les tableaux précédents.

C. — RÉGÉNÉRATION DU 5^e PÉRIOPODE, A LA SUITE D'AMPUTATIONS EFFECTUÉES ENTRE LE PLAN DE MOINDRE RÉSISTANCE ET LE DACTYLOPODITE.

Le tableau AA résume les données relatives à des amputations opérées à différents niveaux du 5^e périopode. Ces amputations ont été pratiquées, depuis le plan de moindre résistance, jusqu'à l'insertion du dactylopodite sur le propodite, soit entre les différents articles, soit au milieu des articles. Aucune de ces ablations n'a provoqué le rejet de la partie de patte restante. Ces résultats peuvent compléter, en une certaine mesure, ceux qui concernent la grosse pince (tableau X) pour laquelle, je n'ai pu suivre que la régénération des deux derniers articles (propodite et dactylopodite).

Seules, les sections effectuées entre le plan de moindre résistance et la limite distale du méropodite, sont suivies de l'apparition d'un bourgeon accrescent. Ces bourgeons ont une taille maximum d'autant moins importante, que l'ablation concerne une portion plus petite de l'appendice. Evidemment, le rapport $\frac{L_1}{L_b}$ est grand. Il varie de 3,7 (EE) à 5,3, suivant le temps d'évolution du bourgeon.

D. — DISCUSSION SUR L'INFLUENCE DU NIVEAU D'AMPUTATION.

La discussion qui va suivre concerne les résultats numériques des tableaux V, W, X, Y, Z, AA.

Si l'on examine, tout d'abord, les tableaux relatifs aux amputations du second chélopède ou grosse pince, on remarque, en premier lieu, que le taux spécifique de régénération ρ (défini page 102) a une valeur très faible : dans le cas des excisions totales de l'appendice (tableau Z), il varie de 1,24 à 1,58. En particulier, pour des animaux qui ont subi ce genre de traumatisme à la mue (DC, DE), le taux spécifique de régénération est de 1,58 pour un *Leander* de 44 mm. et 1,50 pour un exemplaire de 47,5 mm.

Si l'on passe maintenant à la limite distale du coxopodite (tableau Y), il apparaît que le taux spécifique de régénération augmente. En effet, il varie entre 1,82 et 2,35. Pour des animaux amputés à la mue (CH et CI) et pour des tailles assez comparables (59,5 mm. et 63 mm.), le taux spécifique de régénération est de 1,82 et 1,76.

Enfin, à un troisième niveau, celui du plan de moindre résistance, le taux spécifique ρ varie, comme on peut le voir, de 2,12 à 3,94 (tableaux V et W). Cette fluctuation est notable, mais elle est en relation avec la grande

différence de taille des animaux considérés. Quand les animaux sont amputés à la mue (tableau V), la fluctuation est moindre : de 2,5 à 3,3.

Jusqu'ici, on peut conclure que *lorsque les sections sont de plus en plus éloignées de l'insertion du chélopède, tout au moins jusqu'au plan de moindre résistance, le taux d'activité régénératrice augmente.*

Pour la grosse pince, au-delà du plan de moindre résistance, l'analyse ne peut être poursuivie que distalement par rapport à l'insertion du propodite sur le carpopodite (tableau X). Chez les *Leander* dont la pince a été amputée des deux articles distaux à la mue, j'ai trouvé les valeurs de 1,93 et 1,96 pour des tailles de 70 et 65 mm. Si la section intéresse une partie du propodite, c'est-à-dire, si elle a été opérée entre la base de cet article et l'insertion du doigt mobile (BE), la valeur de ρ est plus grande.

Enfin, au niveau de la base des doigts, dans deux expériences j'ai trouvé une valeur de ρ beaucoup plus forte (BF et BG).

Sur le même animal, les amputations du doigt fixe pour l'une des pinces et du doigt mobile pour l'autre, ont donné une valeur de ρ plus grande pour le doigt mobile. Ce résultat prouve que ce n'est pas la distance réelle de la partie considérée à la base de la patte qui entre en jeu, mais le niveau morphologique. Le doigt mobile ou dactylopodite est, en effet, morphologiquement plus éloigné de la base que le doigt fixe qui lui, n'est qu'un prolongement du propodite.

Donc, sur le second chélopède et pour les niveaux que j'ai pu expérimenter, *le taux spécifique de régénération augmente constamment, de l'extrémité du carpopodite jusqu'à l'extrémité du dactylopodite.*

Considérons maintenant les résultats obtenus sur le 5^e péréiopode (tableau AA). Sur cette patte locomotrice, toutes les parties amputées, depuis le plan de moindre résistance jusqu'au dactylopodite, ont toujours été restaurées.

On constate que la valeur de ρ est plus petite au milieu de l'ischiopodite qu'à la base de cet article (EE). Elle se maintient aux environs des mêmes chiffres pour les régénérations qui suivent les ablations exécutées à l'extrémité distale de l'ischiopodite et au milieu du méropodite (EF, EG, EH). La valeur la plus faible de ρ correspond à une section effectuée entre le méropodite et le carpopodite. Ensuite, à des niveaux situés dans l'extrémité de la patte, la valeur de ρ croît : de 1,90 (EI), elle passe à 2,79 (EJ), puis 2,86 (EK). Enfin, à l'insertion du dactylopodite (EN), on obtient une valeur de ρ nettement supérieure à celle du plan de moindre résistance, pour des tailles analogues (EN et EC), dans le cas d'amputations effectuées immédiatement après la mue.

En résumé, si l'on considère des sections effectuées à tous les niveaux de la 5^e patte locomotrice, on constate que l'activité régénératrice croît depuis la base de la patte jusqu'au plan de moindre résistance, ensuite elle décroît jusqu'à la limite distale du méropodite et, à ce niveau, elle se remet à croître jusqu'à l'extrémité de la patte.

J'ai schématisé cette variation dans la figure 23.

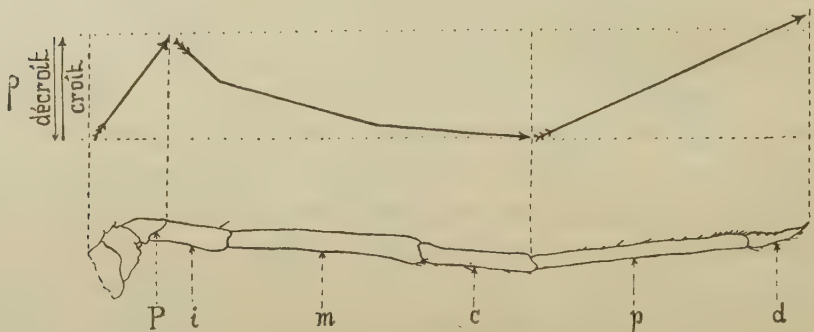


Fig. 23. — *Leander serratus*.

Schéma de la variation de z (activité régénératrice) le long d'un appendice (5^e péréopode) depuis l'insertion jusqu'à l'extrémité.

P : plan de moindre résistance — i : ischiopodite — m : méropodite — c : carpopodite — p : propodite — d : dactylopodite.

En ce qui concerne le second chélipède, il est tout à fait probable que l'activité régénératrice obéit à la même loi puisqu'il en est ainsi à tous les niveaux que j'ai pu expérimenter.

L'influence du niveau de section sur la vitesse de régénération n'avait jamais été envisagée chez les Crustacés.

Les résultats que j'ai obtenus diffèrent de ceux qui ont été trouvés pour d'autres groupes d'animaux. En effet, s'il s'agit d'un appendice du corps, la vitesse de régénération décroît simplement de la base à l'extrémité de l'appendice (Vers, Échinodermes, Vertébrés inférieurs. Cf. ABELOOS, 1932).

CHAPITRE III

RELATION ENTRE L'ACTIVITÉ DE RÉGÉNÉRATION
ET L'IMPORTANCE DU TRAUMATISME

1. — AMPUTATIONS RÉPÉTÉES.

J'ai essayé de voir si l'activité régénératrice se maintient constante, lorsque l'on répète, plusieurs fois de suite, l'ablation d'un péréiopode.

Malheureusement, les amputations répétées trois fois sont déjà très difficiles à réussir. En effet, après plusieurs mues, les Crevettes ne peuvent plus fournir de résultats précis à cause d'un rostre abîmé, de l'abondance de pattes cassées etc., accidents qui surviennent fréquemment durant la captivité et qui constituent des causes d'erreurs dans le phénomène étudié.

Je résume ci-dessous (tableau AB) quelques types d'expériences.

TABLEAU AB

1. AMPUTATIONS DU RÉGÉNÉRAT A CHAQUE MUE ⁽¹⁾

	TAILLES SUCCESSIVES	T ₁ (jours)	L ₁ (mm.)	L _n ⁽²⁾ (mm.)	?
1 ^{re} régénération	55,5 mm.	16	10,5	20,2	3,25
2 ^e »	58,6	14	9,4	21,3	3,15
3 ^e »	60,5	12	7,5	21,8	3,10
4 ^e »	62,0	13	Bourgeon de 1,6 mm.		

(1) C'est-à-dire, après chaque formation de la première patte miniature (L₁).

(2) L_n = Longueur de l'appendice normal, à chaque mue.

Dans ces expériences, il est très important de bien enlever la patte miniature et de s'assurer, au binoculaire, qu'aucun lambeau n'adhère à la surface du moignon.

La première constatation qu'il m'a été permis de faire, c'est que des amputations répétées d'un même appendice ont pour effet de réduire l'intervalle de temps séparant les mues. Cette réduction est d'autant plus notable que ces expériences ont été pratiquées à la fin de la saison d'été, c'est-à-dire, précisément à une époque où les mues deviennent de plus en plus espacées. L'exemple du tableau AB est très explicite à cet égard. Il est évident que

si l'espace de temps séparant deux mues consécutives est de plus en plus faible, la taille de la patte miniature est de plus en plus petite. Cependant, la valeur de l'activité régénératrice (ρ) ne diminue pas tellement. D'autre part, la diminution constatée dans la valeur de ρ n'est pas due, uniquement, à la répétition de l'ablation : en effet, de telles expériences durent près de deux mois et la différence d'âge est en grande partie la cause du fléchissement de l'activité régénératrice. Cette action sur l'intensité de régénération est très nette à la 4^e régénération. Comme l'exemple du tableau AB l'indique, à la suite de la 3^e ablation de la patte miniature, bien que l'animal ait mué au bout d'un temps plus long, le bourgeon n'a pu atteindre un stade de différenciation assez avancée pour libérer une patte miniature. D'ailleurs, la dernière patte miniature de 7,5 mm., n'était déjà plus douée de motilité.

TABLEAU AC

AMPUTATIONS DU RÉGÉNÉRAT, APRÈS LA SECONDE MUE QUI SUIT L'AMPUTATION

1 ^{re} mue amputation ↑ bourgeon ↓		Leander A		Leander B	
			ρ		ρ
2 ^e mue patte miniature (L ₁)	taille durée L ₁ L _n	56,2 mm. 16 jours 11 mm. 20,5 mm.	3,35	58,5 17 11,8 21,5	3,23
3 ^e mue patte miniature (L ₂) amputation de L ₂ ↑ bourgeon ↓	taille durée L ₂ L _n	58,5 14 15,5 21,3	2,35	60,8 16 16,5 22,0	2,27
4 ^e mue patte miniature (L' ₁) amputation de L' ₁ ↑ bourgeon ↓	taille durée L' ₁ L _n	59,8 15 10,5 21,7	3,22	62,4 16 11,0 22,3	3,08
5 ^e mue patte miniature (L'' ₂)	taille durée L'' ₁ L _n			64,0 18 11,0 23,0	2,29

Il semble aussi que l'accélération dans la fréquence des mues ne persiste pas après un certain nombre d'ablations.

Les exemples du tableau AC complètent cette étude. On constate le même fléchissement du ρ relatif aux premières pattes miniatures (2^e, 4^e et 5^e mues). Pour le *Leander* B, par exemple, les valeurs de ρ relatives aux premières pattes miniatures sont : 3,23, 3,08, 2,29.

2. — AMPUTATIONS MULTIPLES.

Avant de pratiquer des expériences d'amputations multiples, j'ai étudié, tout d'abord, l'activité régénératrice des différents péréiopodes amputés séparément.

Le tableau AD résume quelques uns de mes résultats. Ces derniers se rapportent à des animaux de tailles sensiblement égales et qui ont mué après des temps égaux.

TABLEAU AD

	Tailles (l) (mm.)	Intervalle de mue (jours)	L_l (mm.)	L_n (mm.)	ρ
1 ^{er} péréiopode	47,5	14	7,8	12,0	4,64
2 ^e »	46,5	14	9,2	16,6	3,96
3 ^e »	47,0	14	9,0	15,5	4,15
4 ^e »	46,0	14	9,8	17,0	4,11
5 ^e »	47,8	14	10,5	18,7	4,00

D'autres amputations de chacun de ces péréiopodes, exécutées sur des individus de tailles différentes, m'ont toujours donné des valeurs de ρ qui s'échelonnent de la même façon, le long de l'axe antéro-postérieur de l'animal.

Ces résultats mettent en évidence le fait que le premier péréiopode, au cours de sa réédification, croît, en longueur, beaucoup plus rapidement que ne le fait aucune autre patte. Pour les péréiopodes 3, 4 et 5 le taux spécifique de régénération diminue graduellement. Pour le 2^e, il est nettement plus faible.

Des recherches en cours, sur la croissance linéaire normale des pattes, chez *Leander serratus*, m'ont donné les constantes d'équilibre (α) suivantes, pour des femelles adultes (2) :

(1) Les tailles sont évaluées à la mue qui libère la patte miniature.

(2) Pour la formule $y = bx^\alpha$ exprimant la loi de croissance (HUXLEY et TEISSIER, 1936). Je rappellerai que ce coefficient α est la pente des droites obtenues, en coordonnées logarithmiques, lorsque l'on porte en abscisse les tailles des animaux (ici, depuis la pointe du rostre jusqu'à l'extrémité du telson) et en ordonnée les longueurs des appendices considérés. Ces dernières n'ont été évaluées qu'à partir du plan de moindre résistance,

P_1	P_2	P_3	P_4	P_5
$\alpha = 1,01$	$\alpha = 0,97$	$\alpha = 1,00$	$\alpha = 0,99$	$\alpha = 0,97$

Comme on peut le voir, la constante d'équilibre a une valeur sensiblement égale à 1. Toutefois, le second périopode (grosse pince) et le 5^e périopode ont une constante d'équilibre nettement inférieure (0,97).

Ces résultats partiels et provisoires, qui feront prochainement l'objet d'un travail plus détaillé, montrent que la distribution du potentiel de croissance linéaire normale, le long de l'axe antéro-postérieur, s'affaiblit de la 1^{re} à la dernière paire de pattes, avec exception pour la seconde paire.

Les recherches de DEAN (1933), sur la croissance pondérale de ces mêmes appendices, montrent que les constantes d'équilibre forment deux séries de valeurs décroissantes de la première paire de chélipèdes à la seconde, puis de la 3^e paire de pattes à la 5^e.

P_1	P_2	P_3	P_4	P_5
$\alpha = 1,19$	$\alpha = 1,16$	$\alpha = 1,24$	$\alpha = 1,18$	$\alpha = 1,17$

En comparant les valeurs des constantes d'équilibre de la croissance normale des différents périopodes aux taux spécifiques de régénération, on voit que ces valeurs se distribuent de la même façon le long de l'axe antéro-postérieur. Toutefois, au cours de la croissance régénératrice des appendices, les grosses pinces se distinguent par une croissance relative nettement plus faible.

Chez *Alpheus dentipes*, où les fortes pinces correspondent à la première paire d'appendices thoraciques, il y aurait un gradient de croissance normale de la première paire à la 5^e. Ce gradient serait légèrement modifié, au cours de la croissance régénératrice, la seconde paire de pattes se restaurant plus vite que la 1^{re} (DAWES, 1933 et 1934).

*
* * *

Dans le tableau AE, je considère 4 types d'amputations multiples et simultanées. Ces amputations ont été opérées sur des animaux qui venaient de

muer et concernent soit 2 appendices d'une même paire (1^{er} type), soit deux (2^e type) ou plus de 2 (3^e type) appendices de paires consécutives, ou enfin plusieurs paires de pattes (4^e type).

Comme précédemment, j'ai maintenu ces animaux en aquarium jusqu'à la mue suivante. J'ai calculé le taux spécifique de régénération, connaissant l'intervalle de temps séparant les deux mues, la longueur des appendices normaux qui font face aux régénérats ou, à défaut, leur longueur avant l'ablation augmentée de l'accroissement normal d'une mue à l'autre.

Une des premières constatations est que le taux spécifique de régénération n'est en rien amoindri par l'amputation simultanée de deux appendices d'une même paire. Il semble même qu'il subisse une légère augmentation, moins nette toutefois que celle constatée par ZELENY (1905 et 1909). En effet :

Dans le tableau AE (ex. : GA), on trouvera $\rho = 3,49$ pour une taille de 57,5 mm.

Dans le tableau V (ex. : R), pour l'amputation d'une seule pince : $\rho = 3,48$ pour une taille de 58,5 mm.

Autres exemples :

Tableau AE (ex. : GB) : $\rho = 3,94$ (taille = 45,5 mm.).

Tableau V (ex. : J) : $\rho = 3,92$ (taille = 45,5 mm.).

La remarque est la même pour des appendices appartenant à une autre paire :

Tableau AE (ex. : GD) : $\rho = 3,42$ (taille = 62 mm.).

Pour l'amputation d'un seul péreïopode de la 5^e paire : $\rho = 3,40$ (taille = 60,0 mm.).

Dans le second type d'amputation, les valeurs de ρ , pour deux appendices consécutifs, sont généralement décroissantes (ex. : GE, GF, GG, GH et GI).

Si l'ablation a été exécutée sur toutes les pattes situées d'un même côté, on constate que, au niveau de la 4^e et surtout de la 5^e paire, le taux d'activité régénératrice s'affaiblit considérablement (tableau AE — 3^e type — ex. : GL, GN et GO).

Donc, les amputations simultanées et unilatérales d'appendices consécutifs, provoquent une diminution du potentiel de croissance régénératrice, le long de l'axe antéro-postérieur.

Enfin, le 4^e type d'expériences, montre que, si plusieurs paires ou toutes les paires de pattes on été amputées, il n'est plus possible de retrouver la même répartition du taux d'activité régénératrice. D'ailleurs, dans ce genre d'expériences, les anomalies sont fréquentes : des bourgeons tardent à apparaître, d'autres se blessent, etc.

CHAPITRE IV

FACTEURS INTERNES CONDITIONNANT
LA RÉGÉNÉRATION

J'envisagerai, sous ce titre, quelques facteurs internes dont il paraît possible d'étudier l'action sur la régénération.

J'examinerai, en particulier, l'influence de l'âge et des conditions de nutrition. J'essayerai aussi d'établir, d'après les expériences précédentes, s'il y a influence de la régénération sur la périodicité des mues, ou si, au contraire, la préparation des mues retarde ou accélère les processus régénérateurs.

1. -- *L'influence de l'âge de l'organisme.*

Des études qui précèdent, où certains phénomènes ont été envisagés, toutes choses égales d'ailleurs, par rapport à la taille des animaux, il est possible de tirer des conclusions sur l'influence de l'âge de l'organisme (apprécié d'après la taille).

Dans le chapitre où j'ai étudié la croissance des bourgeons de régénération de la grosse pince, amputée au plan de moindre résistance et à la mue, j'ai montré que les courbes figuratives de la croissance des bourgeons, pour des *Leander* de 20 à 60 mm., sont des droites durant une grande partie de leur parcours. Pour des *Leander* plus âgés (plus de 60 mm.), les courbes de croissance individuelle de ces mêmes bourgeons ont une forme en S. Mais, durant les 10 premiers jours, les bourgeons des individus âgés ont une taille inférieure à celle des individus jeunes.

Toutefois, après un même temps d'évolution correspondant à une intermue, les tailles finales des bourgeons et des pattes miniatures successives sont d'autant plus grandes que les Crevettes sont plus âgées, ce qui revient à dire que *la quantité absolue de tissus régénérés durant une intermue est plus grande pour des animaux plus âgés.*

J'ai signalé, plus haut (p. 106), que les jeunes *Leander* (jusqu'à 50-55 mm.) parviennent à restaurer une patte amputée au plan de moindre résistance, après 3 mues. Pour des individus plus âgés, il faut 4 et, parfois, plus de 5 mues pour obtenir le même résultat, alors que les intermues

sont de plus longue durée. Donc, *la régénération complète des péréiopodes est beaucoup plus rapide chez les individus jeunes*. Cette règle se retrouve d'ailleurs chez d'autres animaux : Coelentérés, Vers, Vertébrés etc. (cf. ABELOOS, 1932, p. 126).

Pour mieux préciser l'influence de l'âge, il convient non seulement d'envisager la quantité absolue de tissus régénérés dans un temps donné, mais encore la quantité relative, c'est-à-dire, le rapport de la quantité déjà restaurée à celle que l'animal doit régénérer.

Le taux spécifique de régénération défini précédemment facilite cette étude.

$$\rho = \frac{\text{Taille du régénérat} \times 100}{\text{Taille normale} \times \text{temps}}$$

Dans le tableau V, où j'ai indiqué la valeur de ρ pour des animaux dont la taille varie de 20 à 82 mm., il est aisé de comparer des taux spécifiques de régénération pour des animaux d'âges différents.

On trouvera par exemple :

a) Après un intervalle de temps de 12 jours (entre l'amputation et la mue) :

$\rho = 4,45$ pour un *Leander* de 26,5 (cas E).

$\rho = 3,85$ " " " " 51,6 (cas N).

b) Après un intervalle de temps de 16 jours :

$\rho = 3,74$ pour un *Leander* de 51,2 (cas M).

$\rho = 3,48$ " " " " 58,5 (cas R).

$\rho = 3,32$ " " " " 63,0 (cas U).

$\rho = 3,17$ " " " " 64,6 (cas X).

Ces valeurs de ρ sont d'autant plus petites que les tailles des animaux considérés sont plus élevées. Il en est de même pour les seconde et troisième pattes miniatures, à condition, toutefois, de comparer des pattes dont la durée d'évolution est la même.

On peut ainsi déduire la règle générale : *le taux spécifique de régénération diminue avec l'âge de l'organisme, c'est-à-dire : le pouvoir de croissance régénératrice des tissus s'affaiblit avec l'âge*.

Il en est ainsi pour d'autres groupes d'animaux : Coelentérés (ZELENY, 1909); Némathelminthes (ABELOOS, 1930) ; Poissons (SCOTT, 1909) ; Batraciens (ZELENY, 1909), etc. (cf. ABELOOS, 1932).

D'autre part, dans la première partie de ce travail, j'ai conclu que le taux de croissance des *Leander* diminue lorsque la maturité sexuelle est atteinte. Par conséquent, *l'âge de l'organisme est un facteur extrêmement important*

dont l'action s'exerce à la fois sur la croissance normale et sur la croissance régénératrice.

2. — Régénération et mue.

Je crois avoir assez insisté sur le fait que le mécanisme de la régénération, chez les Crustacés, est sous la dépendance du phénomène de la mue. En effet, un bourgeon doit abandonner son enveloppe pour libérer une patte miniature ; celle-ci doit muer pour se transformer en un appendice plus grand, etc. Un *Crangon*, amputé d'un de ses péréiopodes, doit muer pour que la membrane cicatricielle, tombant avec l'exuvie, laisse apparaître la miniature de l'appendice.

Je rappellerai aussi que la régénération n'est possible que si l'Arthropode est susceptible de muer (cf. Historique, p. 53).

Étant donné l'importance de la mue dans le mécanisme de la régénération, une étude approfondie des processus régénérateurs ne pouvait être entreprise qu'en faisant varier le plus possible le facteur mue. C'est pourquoi j'ai opéré des amputations en séries, sur des animaux pris à des temps variables par rapport à la mue. Ainsi, j'ai pu délimiter, dans l'intervalle de temps séparant deux mues successives, des périodes bien précises telles qu'une amputation, pratiquée au cours de l'une d'entre elles, détermine une suite de processus d'allure tout à fait particulière.

S'il est vrai que le moment où la mue intervient régit les aspects des régénérats, sa préparation a-t-elle une influence sur l'évolution des processus régénérateurs ?

J'ai eu l'occasion de montrer que certaines courbes figuratives de la croissance des bourgeons (amputations au plan de moindre résistance, quelques heures après une mue), très inclinées au début devenaient presque horizontales, à la fin de leur parcours. Ce fait n'est pas d'une régularité absolue et ne peut suffire à induire une règle. D'autres observations, sur les séries d'ablations opérées à des temps variables par rapport à la mue, permettent, au contraire, d'affirmer que la préparation de la mue détermine un ralentissement dans la croissance des régénérats. En effet, c'est à dessein que j'ai indiqué, dans le tableau W, l'état du régénérat ou, à défaut, de la surface de section, la veille et le lendemain de la mue.

A la lecture de ce tableau, on constate immédiatement que, si l'amputation a été opérée dans les 10 jours qui précèdent une mue (AA à AJ), il y a un retard assez considérable dans les premiers processus de la régénération.

Pour qu'il y ait apparence de bourgeon la veille de la mue, il faut que l'ablation ait été opérée depuis 6 jours au moins (*Leander* de grande taille). Par contre, si la section est opérée plus de 11 jours avant la mue, lorsque cette dernière survient, le bourgeon atteint, à ce moment, un développement égal à celui que présente, au bout du même temps, un bourgeon résultant d'une ablation opérée quelques heures après la mue (tableau U). Donc, en ce qui concerne les premiers processus de néoformation, *le pouvoir régénérateur des appendices s'atténue quelques jours avant le rejet de l'exuvie.*

L'âge intervient encore ici et cet affaiblissement de l'activité régénératrice, durant la période qui précède immédiatement la mue, est beaucoup plus net chez les animaux de grande taille.

Chez le Crabe *Carcinus maenas*, ABELOOS (1931), a montré que le pouvoir régénérateur des appendices se manifeste seulement un certain temps après une mue et cesse bien avant le rejet de l'exuvie. Cette période d'inactivité dans les processus régénérateurs est plus facile à mettre en évidence chez des animaux qui, comme les Crabes, ne muent que très rarement. En effet, pour les Crevettes de 10 à 60 mm., de telles périodes d'inactivité n'existent pas. Si les ablations sont exercées durant la période de l'année où les intermues sont longues, les processus régénérateurs débutent immédiatement après la cicatrisation, mais sont simplement plus lents.

CAMERON (1926), puis BONNET (1928), le premier sur les Scutigères et le second sur les Aranéides, ont insisté également sur cette période d'inactivité régénératrice précédant immédiatement la mue. CAMERON a mis en évidence que, chez la Scutigère, 6 jours avant la mue les facultés régénératrices sont complètement inhibées. Or, pour les *Crangon* et pour les *Athanas*, chez qui les processus de restauration sont plus rapides que chez les *Leander*, j'ai montré qu'une ablation pratiquée deux jours avant la mue laisse apparaître au moment où cette dernière se produit un petit bourgeon. Dans le cas particulier des *Crangon*, ce bourgeon ne grandit pas.

Ces observations corroborent le fait énoncé plus haut :

S'il y a un ralentissement dans les processus régénérateurs, quelques jours avant la mue des Crevettes, il n'y a pas de période d'inactivité complète.

Par contre, les processus régénérateurs ont-ils une influence sur la périodicité des mues ?

Cette question est difficile à élucider chez des animaux qui muent aussi fréquemment. Une différence de 1 ou 2 jours dans l'intervalle de temps séparant deux mues est de l'ordre des variations individuelles.

J'ai pu, toutefois, remarquer que l'amputation d'un péréiopode ne retarde

pas la mue des Crevettes. Au contraire, dans un aquarium où se trouvent mêlés des *Leander* indemnes et des *Leander* amputés d'un péréiopode, ce sont toujours ces derniers qui muent les premiers (à 1 ou 2 jours près). De même, si dans un lot d'*Athanas*, de même taille et qui ont mué le même jour, on ampute certains d'une pince, et d'autres des deux pinces, ce sont toujours ceux qui ont subi le double traumatisme qui muent les premiers.

J'ai signalé (p. 117) que des amputations répétées d'un même appendice réduisent l'intervalle des mues, au moins pendant les trois premières régénérations.

Toutefois, des amputations simultanées de plus de deux péréiopodes ne paraissent pas influencer la fréquence des mues.

L'ensemble de ces observations permet de conclure :

Chez les Crustacés Décapodes Natantia, la régénération d'un ou de deux péréiopodes provoque une légère accélération de la mue.

3. — L'influence des conditions de nutrition.

Afin d'élucider l'influence de conditions physiologiques défectueuses sur l'activité régénératrice, j'ai étudié le développement journalier des régénérats chez des *Leander* privés de nourriture.

J'ai mentionné, dans la première partie de mon exposé, que j'avais pu maintenir, en aquarium, des *Leander serratus* en inanition pendant une trentaine de jours ; un seul *Leander* a survécu 42 jours en état de jeûne complet. Ces individus, privés de nourriture immédiatement après une mue, ont effectué la mue suivante assez normalement, mais ne sont pas parvenus à muer une seconde fois en aquarium.

J'ai effectué différents types d'expériences :

Expérience A. — Dans un premier groupe d'expériences, j'ai amputé un chélipède au plan de moindre résistance et ai mis les animaux immédiatement à jeûner.

Expérience B. — Dans un second type d'expériences, j'ai fait commencer l'état de jeûne, 4 à 5 jours avant une mue. Quand cette dernière s'est produite, j'ai pratiqué l'ablation de la grosse pince.

Expérience C. — Enfin, dans un troisième type d'expériences, des Crevettes, privées de nourriture une dizaine de jours avant la mue, ont été amputées et maintenues en inanition comme précédemment.

D'autre part, afin de rendre ces expériences comparables, j'ai utilisé des animaux de tailles sensiblement égales.

Au cours de ces expériences, j'ai eu un taux de mortalité assez élevé.

Toutes les Crevettes ne montrent pas la même résistance au jeûne. Certaines privées de nourriture depuis 8 à 10 jours, ne sont pas parvenues à muer et sont mortes ; d'autres, au contraire, ont très bien survécu à la mue.

Dans le tableau AF, j'ai indiqué les mensurations concernant 4 *Leander* qui ont pu accomplir une mue à la suite de l'amputation.

TABLEAU AF

Type d'expériences	Tailles (mm.)	L_b (mm.)	Intervalle de mue (jours)	L_t	n	ρ
Exp. A	48	2,5	21	7,5	17,2	2,35
Exp. B	{ a) 46,5 b) 50,5	1,5 2,2	20 23	b = 1,8 $L_t = 6,0$	18,0	1,45
Exp. C	49	0,9	22	Cicatrice		

D'après ce tableau, on voit immédiatement que le taux d'activité régénératrice, dans l'expérience A, est déjà nettement plus faible que celui relatif à des Crevettes de taille analogue, nourries à satiété (voir tableau V).

D'autre part, lorsque l'animal jeûne depuis un temps plus long (exp. B et C), l'activité régénératrice est très faible ou nulle.

J'ai effectué des mesures journalières sur les bourgeons des animaux expérimentés, ce qui m'a permis de construire les courbes de croissance des régénérats (Graphique V).

La courbe I figure la croissance d'un bourgeon chez un animal amputé de la même façon, de taille comparable mais nourri normalement.

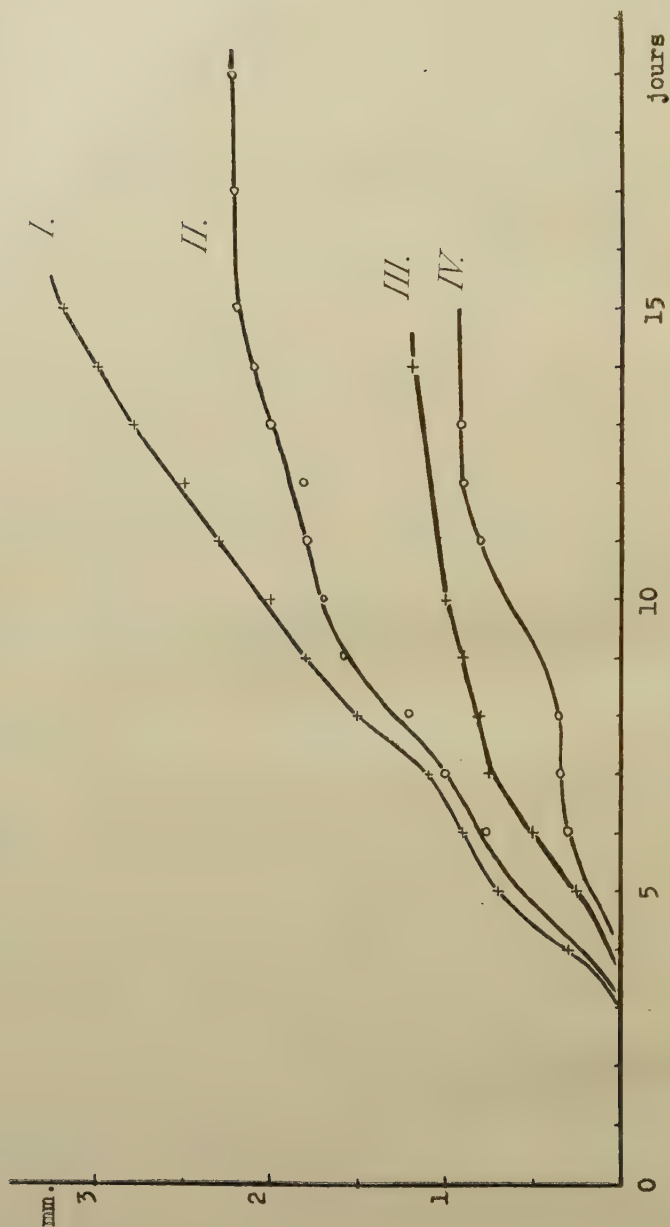
Les courbes II, III et IV représentent respectivement la croissance des bourgeons chez 3 *Leander*, le premier soumis au jeûne à partir du moment de l'amputation, le second, 5 jours avant, le 3^e, 10 jours avant.

Ce graphique est suffisamment explicite et se passe de longs commentaires. On remarque que les courbes ont la même allure, mais elles montrent une croissance d'autant plus faible que l'état de jeûne est plus ancien au moment de l'amputation.

Quant aux pattes miniatures : dans l'expérience A, la patte est très petite mais de constitution normale.

Dans une des expériences du type B, j'ai obtenu une patte miniature, mais celle-ci est considérablement plus petite que celle obtenue dans l'expérience A. Elle n'a que 6 mm. et n'est pas fonctionnelle.

Dans l'expérience du type C, à la mue, l'extrémité du moignon présente seulement une cicatrice. En effet, le bourgeon qui était apparu péniblement, s'est flétri au bout de 15 jours.

Graphique V. — *Leander serratus*.

Influence de l'inanition sur la croissance des bougeons obtenus après amputation du second chélopède au plan de moindre résistance.

I. — Courbe de croissance normale, chez un animal témoin de 48 mm., nourri à satiété.

II. — L'amputation et la mise en inanition ont été pratiquées quelques heures après la mue de la Crevette. Taille de l'animal : 49,5 mm.

III. — L'amputation a été opérée quelques heures après une mue et après 5 jours de jeûne complet. Taille de l'animal : 50,5 mm.

IV. — L'amputation a été exécutée quelques heures après une mue et après 10 jours de jeûne complet. Taille de l'animal : 49 mm.

A première vue, on voit donc que les processus de réédification sont nettement influencés par les conditions de nutrition.

Dans d'autres groupes d'animaux, le jeûne n'a pas toujours pour effet d'affaiblir le pouvoir régénérateur. BARDEEN (1901), chez des Planaires, trouve qu'une mise en inanition de courte durée stimule au contraire l'activité régénératrice. Chez les Vers de terre, les individus nourris et les individus soumis au jeûne régénèrent, dans le même temps, le même nombre de segments, mais ces segments sont plus gros chez les animaux nourris (MORGAN, 1906). JANDA (1928) étudie l'action du jeûne sur *Criodrilus lacuum* et trouve que cet animal régénère normalement pendant le premier mois de jeûne, après quoi ses facultés s'atténuent de plus en plus.

Mes expériences prouvent que, chez les *Leander*, l'activité régénératrice se ralentit sous l'action du jeûne.

TABLEAU AE
 AMPUTATIONS MULTIPLES
 1^{er} TYPE : AMPUTATIONS DES 2 PÉRÉIOPODES
 D'UNE MÊME PAIRE

Désignation	Tailles (1) (mm.)	Intervalle de mue (2) (jours)	P ₁ (3) (mm.)	P ₂ (mm.)	P ₃ (mm.)	P ₄ (mm.)	P ₅ (mm.)
GA	57,5	15		$\begin{cases} d(4) = 11,0 \\ g = 11,0 \\ L_n(5) = 21,0 \\ \rho = 3,49 \end{cases}$			
GB	45,5	13		$\begin{cases} d = 8,5 \\ g = 8,5 \\ L_n = 16,5 \\ \rho = 3,97 \end{cases}$			
GC	60,0	15			$\begin{cases} d = 11,5 \\ g = 11,5 \\ L_n = 19,3 \\ \rho = 3,97 \end{cases}$		
GD	62,0	16					$\begin{cases} d = 13,0 \\ g = 13,0 \\ L_n = 23,7 \\ \rho = 3,42 \end{cases}$

2^e TYPE : AMPUTATIONS SIMULTANÉES DE 2 PÉRÉIOPODES CONSÉCUTIFS

GE	52,5	13				$\begin{cases} d = 8,8 \\ L_n = 19,5 \\ \rho = 3,51 \end{cases}$	$\begin{cases} d = 9,0 \\ L_n = 20,0 \\ \rho = 3,46 \end{cases}$
GF	51,5	12			$\begin{cases} d = 7,5 \\ L_n = 16,6 \\ \rho = 3,76 \end{cases}$	$\begin{cases} d = 7,5 \\ L_n = 18,5 \\ \rho = 3,38 \end{cases}$	
GG	61,5	16		$\begin{cases} d = 13,0 \\ L_n = 22,1 \\ \rho = 3,68 \end{cases}$	$\begin{cases} d = 13,0 \\ L_n = 20,7 \\ \rho = 2,92 \end{cases}$		
GH	54,5	14	$\begin{cases} d = 7,8 \\ L_n = 14,2 \\ \rho = 3,92 \end{cases}$	$\begin{cases} d = 9,5 \\ L_n = 20,0 \\ \rho = 3,39 \end{cases}$			
GI	53,5	15	$\begin{cases} d = 8,5 \\ L_n = 14,0 \\ \rho = 4,47 \end{cases}$	$\begin{cases} d = 10,0 \\ L_n = 19,0 \\ \rho = 3,51 \end{cases}$			

3^e TYPE : AMPUTATIONS SIMULTANÉES DE 3 OU 4 PÉRIÉIOPODES CONSÉCUTIFS

Désignation	Tailles	Intervalle de mue	P ₁	P ₂	P ₃	P ₄	P ₅
GJ	57,2	15			d = 10,5 L _n = 18,6 ρ = 3,76	d = 11,0 L _n = 20,8 ρ = 3,52	d = 11,5 L _n = 22,0 ρ = 3,48
GK	57,0	14		d = 11,5 L _n = 20,8 ρ = 3,95	d = 10,5 L _n = 18,7 ρ = 4,01	d = 11,5 L _n = 21,0 ρ = 3,91	d = 12,0 L _n = 22,0 ρ = 3,89
GL	46,0	12	d = 6,5 L _n = 12,0 ρ = 4,51	d = 8,2 L _n = 16,8 ρ = 4,07	d = 8,0 L _n = 15,0 ρ = 4,44	d = 8,0 L _n = 17,0 ρ = 3,92	d = 7,5 L _n = 17,5 ρ = 3,57
GM	48,0	14	d = 7,5 L _n = 12,5 ρ = 4,29	d = 9,0 L _n = 17,4 ρ = 3,69	d = 9,0 L _n = 16,0 ρ = 4,01	d = 9,6 L _n = 17,7 ρ = 3,95	Perdu
GN	52,0	15	d = 8,5 L _n = 13,5 ρ = 4,19	d = 10,8 L _n = 18,8 ρ = 3,83	d = 10,7 L _n = 17,2 ρ = 4,15	d = 11,2 L _n = 19,2 ρ = 3,88	d = 10,5 L _n = 20,0 ρ = 3,50
GO	73,0	15	d = 10,0 L _n = 18,6 ρ = 3,58	d = 13,2 L _n = 25,8 ρ = 3,41	d = 12,0 L _n = 23,0 ρ = 3,48	d = 13,8 L _n = 26,5 ρ = 3,47	d = 13,5 L _n = 27,5 ρ = 3,27

4^e TYPE : AMPUTATIONS SIMULTANÉES DE PLUSIEURS PAIRES DE PÉRIÉIOPODES

GP	58,5	15		d = 12,0 g = 10,6	d = abimée g = 10,0	d = 11,5 g = 7,0	d = 11,0 g = 7,8
GQ	52,0	16			d = 10,0 g = 8,0	d = 13,0 g = 11,0	d = 11,5 g = 13,0
GR	62,8	18		d = bourgeon g = 8,5	d = cassée g = 13,0	d = 13,0 g = 13,0	d = 13,2 g = cicatrice

(1) Les tailles ont été mesurées lors de la mue qui libère les appendices miniatures.

(2) Les amputations étant effectuées lors d'une mue, l'intervalle de temps correspond à l'intervalle exact entre 2 mues consécutives.

(3) P₁, P₂... P₅ = 1^{er} périopode, 2^e périopode... 5^e périopode.

(4) d = périopode droit, g = périopode gauche.

(5) L_n = longueur de l'appendice normal, mesurée en même temps que celle de l'appendice miniature ou calculée d'après sa taille primitive.

SECONDE DIVISION : ÉTUDE HISTOLOGIQUE

Il n'est pas question, ici, d'exposer de façon détaillée les processus histologiques de la cicatrisation et de la régénération chez les Crustacés *Natantia*. Ce problème fera l'objet d'un prochain mémoire.

Je m'efforcerai, pour l'instant, de rechercher à quel degré de différenciation histologique correspondent les différentes étapes que j'ai précisées au cours du développement macroscopique du régénérat ainsi que les *seuils critiques de différenciation* que j'ai pu définir pour des amputations opérées à différents niveaux. D'autre part, j'ai jugé qu'il serait également intéressant d'établir un parallèle entre l'évolution des régénérats chez *Leander serratus* et *Crangon crangon*. La première de ces espèces a été prise comme type de Crevette chez qui la régénération est accompagnée du développement d'un bourgeon accrescent ; la seconde constitue, comme je l'ai découvert, une exception au mode de régénération habituel des Crustacés *Natantia*.

Pour effectuer cette étude comparée, je définirai d'abord sommairement les différents processus de la cicatrisation et de la régénération au plan de moindre résistance pour les deux espèces envisagées. Cet exposé est d'autant plus nécessaire que les processus de restauration chez les Crevettes ne sont pas toujours identiques à ceux qui ont été décrits chez d'autres Crustacés Décapodes (Écrevisses, Homards, Pagures).

*
* *
*

Pour étudier l'organogénèse des régénérats, j'ai fixé, à des intervalles de temps très rapprochés, des bourgeons ou des moignons de la grosse pince, amputée au plan de moindre résistance. De plus, pour *Leander serratus*, j'ai étudié quelques étapes de la différenciation du régénérat, à partir d'autres niveaux d'amputation, soit à la limite distale du coxopodite (grosse pince), soit à des niveaux d'amputation plus distaux (5^e péréiopode).

Dans tous les cas, j'ai noté le temps qui séparait le moment de la fixation de celui de l'ablation et l'instant précis où l'amputation a été opérée par rapport à la dernière mue. J'ai toujours expérimenté à la même époque de l'année et sur des animaux de tailles très voisines, donc sensiblement de même âge.

En dépit de ces précautions, la différenciation des régénérats, à un instant donné, n'est pas toujours également avancée chez deux animaux différents. Les étapes décrites par la suite correspondent à une durée moyenne d'évolution.

I. — LEANDER SERRATUS

A. — *Amputations opérées au plan de moindre résistance.*

J'ai déjà fait remarquer (p. 56) que tous les Décapodes n'ont pas la même facilité à autotomiser leurs pinces ; en particulier, dans le groupe des Crustacés Décapodes *Natantia*, certains animaux rejettent leur pince mutilée plus ou moins rapidement (*Athanas* et *Leander*) tandis que chez d'autres, même à la suite de fortes tractions, la rupture se fait très mal (*Crangon*).

1. — *Structure de la zone de moindre résistance.*

Chez *Leander serratus*, la disposition anatomique spéciale qui facilite la rupture du second chélipède (grosse pince) se trouve dans la région basale de l'ischiopodite. Elle est indiquée extérieurement, sur le squelette chitineux, par un petit sillon.

L'étude histologique de la partie basale du second chélipède montre qu'au niveau du plan de moindre résistance, il passe 2 nerfs, 2 artères et un sinus sanguin. Ce dernier charrie le sang qui circule dans la patte. Sur les côtés et légèrement en-dessous de ce niveau, se trouvent des lamelles conjonctives disposées irrégulièrement et qui forment un feutrage lâche dans l'ischiopodite et le basipodite (Pl. 1, fig. I).

Quand la rupture de la pince se produit, ces lamelles sont pressées les unes contre les autres et obturent l'orifice veineux. Ce mouvement a lieu sous l'effet de la pression exercée par le sang veineux sous-jacent. Presque toujours aussi, les artères lésées sont rétractées à l'intérieur du moignon et le sang artériel se répand au-dessous des lamelles conjonctives. Les nerfs sectionnés ne se rétractent jamais et contribuent à oblitérer la lésion (Pl. 1, fig. II).

En résumé, l'anatomie spéciale du plan de moindre résistance est assez simple, mais différente de celle qui a été décrite pour les autres Crustacés (ANDREWS, 1890 ; EMMEL, 1910 ; F. D. et H. WOOD, 1932 ; BUSSON, 1935). Elle est caractérisée par la présence de nombreuses lamelles conjonctives et non par un double dissépinement comme chez les autres Décapodes étudiés.

2. — *Formation de la cicatrice et étude de l'évolution du régénérat.*

Quelques instants après l'amputation (1/4 h., par exemple), on constate, sur toute la surface de section, la présence d'un léger coagulum contenant quelques globules sanguins. Dans les mailles des lamelles conjonctives et au-dessous de ces dernières, dans les grandes lacunes, on peut déjà remarquer de nombreuses cellules sanguines. Les surfaces suivant lesquelles les nerfs ont été rompus restent, au contraire, assez longtemps à nu et seuls quelques globules y sont éparpillés (Pl. 1, fig. II et III).

Puis l'amas des cellules sanguines devient de plus en plus considérable. Les globules arrivent par les artères rompues et s'infiltrant entre les lamelles conjonctives. En aucun cas, je ne les ai vus traverser ces lamelles par diapédèse.

Au bout de trois heures, le *bouchon cicatriciel* constitué par le tissu conjonctif ancien et les éléments sanguins accumulés forme déjà un amas assez considérable à l'extrémité distale du moignon.

Au bout de quatre heures, la couche protectrice cicatricielle est très épaisse. L'extrémité de l'artère principale constitue une sorte d'ampoule à parois minces. A partir de ce moment, on constate que les cellules les plus superficielles du bouchon prennent un aspect particulier : elles s'aplatissent, se stratifient, dégénèrent et se transforment en une *membrane cicatricielle*. Ces derniers processus correspondent, sur le vivant, au jaunissement de la surface d'amputation du moignon.

Après dix heures environ, dans le bouchon cicatriciel, il se fait un décollement des strates profondes (Pl. 1, fig. V et VI). Entre ces dernières et la membrane cicatricielle, il se forme ainsi un espace que j'appellerai *lacune sous-cicatricielle*. Contre la face interne de la membrane cicatricielle il persiste toujours deux ou trois strates de cellules vivantes réunies par quelques brides aux tissus profonds (Pl. 1, fig. V).

A partir de ce moment, mais souvent plus tard, la membrane cicatricielle crève et une partie du complexe cellulaire du bouchon se trouve éjectée et s'étale sur la surface externe de la membrane cicatricielle (Pl. 1, fig. IV).

Les cellules éjectées dégènèrent et s'incorporent à la membrane (Pl. 1, fig. IX). Il peut ainsi se faire plusieurs éjections successives. Quand les éjections tardent à se produire, il arrive qu'il se forme, provisoirement, plusieurs lacunes sous-cicatricielles (Pl. 1, fig. VII).

Douze heures environ après l'amputation, les cellules hypodermiques les plus voisines du bouchon cicatriciel prennent une allure très particulière : elles se gonflent, leur protoplasme retient moins les colorants, les noyaux s'enflent considérablement, la chromatine se dispose en une masse transversale (Pl. 1, fig. VIII). Quelques heures plus tard (16 à 20 heures), on constate que presque toutes les cellules constitutives du bouchon sont rejetées à l'extérieur ou écrasées sur la face interne de la membrane cicatricielle, à l'exception, toutefois, de quelques amas qui se trouvent à l'extrémité des vaisseaux et des nerfs. Les cellules hypodermiques des bords de la surface de section commencent à se déplacer ; après s'être décollées de la chitine, elles glissent vers le centre de la cicatrice en rampant sur la face profonde de la lacune sous-cicatricielle ou, plus exactement, sous la première pellicule cellulaire de cette face profonde. Mais ces cellules hypodermiques ne se déplacent pas individuellement, elles restent toujours cohérentes et forment une nappe à bord aminci. L'étalement de la nappe hypodermique paraît être favorisé par les éjections ; cependant, ces dernières ne semblent pas être indispensables à l'étalement. Celui-ci est terminé au bout de 36 à 40 heures (Pl. 2, fig. X). Donc, l'hypoderme de cicatrisation est entièrement constitué par des cellules hypodermiques préexistantes et l'on n'observe jamais de divisions cellulaires au cours de sa formation. Il est réuni aux formations anciennes (nerfs, muscles, vaisseaux) par des travées cellulaires. Le mouvement des cellules hypodermiques persiste encore pendant quelques heures et ainsi la *nappe hypodermique sous-cicatricielle* acquiert une épaisseur de plus en plus grande ; toutefois, elle reste toujours constituée par une seule assise de cellules. Ces cellules sont tellement serrées les unes contre les autres que les noyaux se disposent dans plusieurs plans. Elles sécrètent de la chitine qui peut être mise en évidence 40 heures environ après l'amputation. Tous les éléments cicatriciels extérieurs à cette chitine meurent et s'exfolient rapidement. C'est à ce moment que, sur le vivant, la surface cicatricielle préalablement brune, devient claire et translucide. C'est la fin de la cicatrisation.

Après cinquante à soixante heures (suivant la taille de l'animal), les premières mitoses apparaissent dans l'hypoderme sous-cicatriciel. Elles sont très abondantes au bout de 3 jours et, à partir de ce moment, on peut observer aussi de nombreuses caryocinèses à l'extrémité des vaisseaux et des nerfs. Au

milieu de la surface cicatricielle, un petit sillon marque déjà la place de la fente qui séparera les deux doigts de la pince.

Le cytoplasme et les noyaux des cellules hypodermiques qui vont se diviser se déplacent vers la surface externe chitinogène. Les cellules sont alors à peu près sphériques et l'axe du fuseau de division est toujours situé dans un plan parallèle à la surface de l'hypoderme (Pl. 2, fig. XI).

A partir du 4^e jour, les tissus en cours de régénération font saillie à l'extérieur du moignon; c'est le développement du bourgeon accrescent externe (Pl. 2, fig. XII). En même temps, l'hypoderme se décolle à l'intérieur du moignon mais seulement sur une assez faible longueur. Au contraire, l'hypoderme du régénérat reste toujours adhérent à sa chitine. A la base du bourgeon, il se constitue ainsi, entre l'hypoderme et la chitine, une chambre circulaire remplie par un liquide visqueux analogue à celui qui sépare l'ancienne et la nouvelle chitine un peu avant que l'animal mue (Pl. 2, fig. XII et XIII).

Le 5^e jour, la fente de la pince est très profonde à l'extrémité du bourgeon, et l'on distingue les contractions qui correspondent à la limite des différents articles (Pl. 2, fig. XIII).

C'est au 6^e jour que l'on peut commencer à suivre la formation des muscles. Ces derniers se différencient à partir d'amas de cellules sanguines.

Le 7^e jour, les ébauches sont bien visibles mais les cellules sont encore indifférenciées. Vers le 10^e jour, l'on peut déceler les fibrilles contractiles dans le cytoplasme des myoblastes, mais à ce moment les fibrilles ne sont pas encore sidérophiles (Pl. 2, fig. XIV). Vers le 11^e jour seulement, les fibrilles deviennent facilement colorables par l'hématoxyline qui permet d'y distinguer une striation évidente (Pl. 2, fig. XV). Les tonofibrilles hypodermiques se développent en même temps que les myofibrilles.

La différenciation des glandes tégumentaires commence vers le 10^e jour, à partir de cellules hypodermiques qui se déplacent en profondeur.

B. — *Amputations effectuées à d'autres niveaux.*

Par une étude histologique détaillée de la régénération à différents niveaux, j'ai constaté que les processus étaient partout semblables à ceux qui se déroulent après amputation au plan de moindre résistance. Les seules différences que l'on peut noter sont relatives à la chronologie des phénomènes. Ainsi, à l'extrémité distale du coxopodite et à celle de l'ischiopodite, il faut

au moins 4 jours avant que le nouvel hypoderme soit étalé et 5 jours avant que l'on remarque les premières caryocinèses.

Pour les amputations à la limite distale du coxopodite, la membrane cicatricielle, très épaisse, persiste toujours jusqu'à la première mue qui suit l'amputation et c'est protégé par elle que le bourgeon se développe. Au 8^e jour, ce bourgeon latent présente l'indication des futurs articles et on y voit les cellules sanguines qui se fixent sur les extrémités des muscles sectionnés (Pl. 3, fig. XVI).

Par contre, à la limite distale de l'ischiopodite, la membrane cicatricielle, plus importante cependant qu'au niveau de moindre résistance, est devenue très mince après 5 jours et, vers le 7^e jour, le bourgeon en voie de formation fait légèrement saillie à l'extérieur ; il est, ainsi, en partie externe et en partie interne. A 12 jours, ce bourgeon est très différencié : dans les myoblastes, on remarque déjà quelques traces de striation (fibrilles éosinophiles). Ces fibrilles sont sidérophiles vers le 13^e jour (Pl. 3, fig. XVII et XVIII). Les glandes tégumentaires se différencient également (Pl. 3, fig. XIX).

En résumé, l'organogénèse est sensiblement la même à tous les niveaux d'amputation. Au plan de moindre résistance, elle est toutefois plus rapide qu'aux articulations qui lui sont immédiatement supérieure et inférieure.

Au niveau de l'insertion du dactylopodite, les processus se déroulent plus rapidement qu'à la limite distale de l'ischiopodite.

Plus on se rapproche de l'extrémité de la patte, plus les lacunes sous-cicatricielles sont importantes (Pl. 3, fig. XVII).

Le décollement de l'hypoderme du moignon est également plus intense aux autres niveaux de la patte qu'à celui du plan de moindre résistance (Pl. 3, fig. XIX). Pour le dactylopodite, ce décollement est tel que le bourgeon a suffisamment de place pour se développer dans la chambre limitée par la chitine du moignon et la membrane cicatricielle.

II. — *ATHANAS NITESCENS*

Chez *Athanas nitescens*, tout se passe de la même façon que chez *Leander serratus* ; toutefois, les étapes de la cicatrisation et de la régénération se succèdent beaucoup plus rapidement.

A cinq heures de l'amputation, il y a une lacune sous-cicatricielle et les cellules du pourtour de la plaie sont déjà gonflées. Après seize heures, l'hypoderme se forme sous la cicatrice et l'étalement est terminé au bout de

trente-deux à trente-six heures. Immédiatement les mitoses se font et le bourgeon commence à se développer à l'extrémité du moignon (quarante-deux heures). A trois jours, les masses musculaires se constituent et à cinq jours, les fibrilles musculaires deviennent franchement sidérophiles, la striation se remarque nettement en même temps que se développent les glandes tégumentaires.

III. — CRANGON CRANGON

1. — *Structure de la zone de moindre résistance.*

Les *Crangon* ne rompent que très difficilement leurs pattes, même leurs grosses pinces, lorsque l'on opère une traction violente ; jamais ils ne se débarrassent du tronçon de patte restant lorsque l'on blesse la partie distale de l'appendice. Quand la cassure se produit, à la suite d'une traction suffisamment forte, ce n'est pas toujours rigoureusement au même niveau ; aussi, j'entends par " plan de moindre résistance ", chez les *Crangon*, le niveau auquel la rupture se produit dans la majeure partie des cas.

L'examen des coupes permet de constater que, si ce niveau semble bien être morphologiquement le même chez *C. crangon* et *L. serratus*, la structure interne de la région du plan de moindre résistance est assez différente chez les deux espèces. Chez *Leander*, en effet, en plus des nerfs et des vaisseaux, je n'ai rencontré qu'un tissu conjonctif disposé en lamelles et dont la coupe figure un réseau. Chez *Crangon*, il y a aussi, à certaines places de la région correspondante, un tissu conjonctif de même structure, mais, en outre, la rupture laisse toujours béants de vastes sinus sanguins. Dans le plus important de ces derniers, se trouve une *lamina* qui s'insère en partie sur le pourtour des nerfs et en partie sur la paroi du basipodite. Une portion, seulement, de cette *lamina* est libre et pend dans le sinus dont il vient d'être question (Pl. 3, fig. XX). Cette *lamina* conjonctive fonctionne comme une véritable valvule, elle permet le passage du sang de la région distale vers l'insertion de l'appendice mais elle forme clapet et s'oppose au passage du sang en sens inverse. C'est ainsi qu'après la chute de l'appendice on voit la partie libre de la *lamina* (Pl. 3, fig. XXI) intimement appliquée contre la paroi du moignon.

2. — *Cicatrisation et étude de la formation du régénérat au plan de moindre résistance.*

J'ai dit plus haut qu'au moment de l'amputation, la plus grande partie de la surface de section est oblitérée par la *lamina*. Le reste de la surface est obstrué par les nerfs et par les mailles du réseau conjonctif. Ainsi l'hémorragie est à peu près nulle et la faible quantité de sang qui suinte à la surface forme un léger caillot (Pl. 3, fig. XXI). Pendant les heures qui suivent, les cellules sanguines s'accumulent dans la région lésée, de façon à constituer un bouchon cicatriciel tout autour de l'extrémité des nerfs qui restent longtemps à nu. Ce bouchon englobe une plus ou moins grande portion de la *lamina* dont la partie libre flotte à nouveau dans le sinus principal (Pl. 3, fig. XXII). Le bouchon cicatriciel continue à s'épaissir jusqu'à la 5^e ou 6^e heure qui suit l'amputation. A partir de ce moment, les cellules du bouchon s'écrasent les unes contre les autres, s'aplatissent et se disposent en strates. Les couches les plus externes dégènèrent pour former une membrane cicatricielle. Presque toutes les cellules se chargent de mélanine, cela explique pourquoi la surface cicatricielle est toujours très noire, déjà au bout de quelques heures. Après 6 heures, environ, il commence à se constituer une lacune sous-cicatricielle (Pl. 4, fig. XXV). Au bout de 16 à 20 heures, les cellules hypodermiques très voisines du bord de la lésion subissent les mêmes transformations qui ont été décrites plus haut dans le cas des *Leander*. Par la suite, ces cellules se détachent de la chitine et se déplacent pour former l'hypoderme cicatriciel. Il m'a bien semblé, cependant, que, chez *Crangon*, les cellules hypodermiques ne se déplaçaient pas en nappe continue, mais individuellement (Pl. 4, fig. XXIV). Il est même probable, aussi, qu'il y a une émigration de cellules hypodermiques analogue à celle décrite par DANINI (1928) dans le cas de la "régénération" de l'hypoderme chez l'Écrevisse *Potamobius leptodactylus* et que l'hypoderme des *Crangon* est un hypoderme simple comme GIROUD l'a défini chez les Vers (1921).

Au bout de 48 heures, seule l'extrémité des nerfs est encore à nu (Pl. 4, fig. XXV). L'hypoderme cicatriciel est entièrement constitué après 50 à 55 heures. A partir de ce moment, entre les cellules hypodermiques, il s'insinue un grand nombre de cellules qui me paraissent bien être des globules sanguins. Ces derniers évoluent très rapidement : une partie de ces cellules dégènèrent, tandis que les autres s'enflent, le noyau grossit fortement, devient sphérique mais reste longtemps très chromatique. Il ne

m'a pas été possible de suivre plus loin leur évolution car au bout de quelque temps, leurs noyaux ne se distinguent plus de ceux des cellules hypodermiques (Pl. 4, fig. XXVI). A ce moment commence aussi la sécrétion de la chitine qui vient doubler intérieurement et renforcer la membrane cicatricielle.

Vers la 60^e heure, l'hypoderme ancien commence à se détacher de la chitine du moignon. Ce phénomène ira en s'accroissant par la suite.

Au bout de trois jours, les premières mitoses apparaissent dans l'hypoderme. Le 4^e jour, toute la partie ancienne de l'appendice est détachée à l'intérieur du moignon, jusqu'à l'insertion même de l'appendice (Pl. 4, fig. XXVII). L'organisation interne s'effectue grâce à de nombreuses mitoses, mais il apparaît nettement aussi que tous les tissus anciens de l'appendice sont remaniés. Le bourgeon se développe à l'intérieur de la chambre constituée par la chitine du moignon et par la membrane cicatricielle. Cette chambre est pleine d'un liquide visqueux, analogue à celui qui sépare l'ancienne chitine de la nouvelle, un peu avant la mue (Pl. 4, fig. XXVIII).

La différenciation des muscles commence vers le 6^e jour, à partir de cellules sanguines, mais les fibrilles musculaires ne sont sidérophiles et nettement striées que vers le 8^e jour. A ce moment aussi se place la différenciation des glandes tégumentaires.

SYNTHÈSE

Les recherches portant sur la régénération, chez les Crustacés, n'ont jamais été envisagées des points de vue d'où je me suis placée au cours de ce travail. Tout d'abord, comme je l'ai dit dans l'historique, les allusions à la régénération chez les Crustacés *Natantia* sont très rares : en outre, les observations sur d'autres Crustacés Décapodes ont toujours été faites dans le but de résoudre un seul problème à la fois, sans se soucier des phénomènes (tel que celui de la mue, par exemple) qui peuvent venir l'influencer.

L'origine des éléments qui participent à la néoformation des tissus, chez les Crustacés, a intrigué quelques auteurs. Le désaccord entre les opinions provient en partie du fait que ces auteurs se sont adressés à des Crustacés Décapodes appartenant à des groupes aussi différents que le sont les Brachyours, les Macrours et les Anomours. Je ne discuterai donc pas ici les résultats obtenus, jusqu'à ce jour, dans le domaine de l'histogénèse régénératrice, d'autant plus qu'aucun travail n'a porté sur les *Natantia*.

1. — *Comparaison des phénomènes histologiques chez Crangon crangon et Leander serratus.*

L'étude macroscopique comparée de la régénération au plan de moindre résistance, chez plusieurs espèces de Crevettes, a mis en lumière un mode de régénération particulier aux *Crangon*. On pouvait s'attendre à ce que cette particularité corresponde à une différence profonde dans les processus fondamentaux de l'histogénèse.

Or, si l'on compare la description des phénomènes histologiques chez *L. serratus* avec celle de ceux relatifs à *C. crangon*, on constate qu'il n'y a pas de différence capitale. Tout d'abord, la formation de la membrane cicatricielle s'opère de façon identique. Mais, par la suite, une différence porte sur l'étalement de l'hypoderme cicatriciel : tandis que chez *L. serratus* cet hypoderme se déplace en nappe bien homogène, chez *C. crangon*, les cellules émigrent individuellement vers le centre de la surface lésée. Les phénomènes de la régénération à proprement parler sont entièrement comparables, et seule une différence de degré dans certains d'entre-eux est la cause de l'allure différente de l'évolution macroscopique. Il s'agit, en effet, d'un décollement plus ou moins important de l'hypoderme du moignon.

Tandis que ce décollement se produit sur une très faible longueur chez *Leander*, au plan de moindre résistance, chez *Crangon* au contraire, il s'étend dans le moignon jusqu'à l'insertion même de l'appendice.

Cela prouve que, chez les *Crangon*, le remaniement des tissus restants de la patte est beaucoup plus profond, c'est-à-dire que les phénomènes de *morphallaxis* (MORGAN, 1901) sont plus intenses. Ils sont comparables à ceux décrits par BORDAGE (1905) chez les Orthoptères Mantides, au cours de la régénération des pattes autotomisées.

Ce phénomène existe également chez *L. serratus*, mais son intensité est moindre, tout au moins au plan de moindre résistance. Au contraire, lorsqu'on se rapproche de l'extrémité de l'appendice le rôle des processus de *morphallaxis* est de plus en plus accentué. Ainsi, pour les amputations intéressant le dactylopodite, leur intensité est telle que la chambre libérée par le décollement de l'hypoderme suffit au développement du bourgeon qui n'apparaît jamais à l'extérieur. Donc, la différence entre les processus de l'histogénèse régénératrice chez les deux espèces, loin d'être qualitative est seulement quantitative.

L'ensemble de ces considérations montre que :

1. — A un même niveau d'amputation, chez 2 espèces différentes, la

part relative des phénomènes d'épimorphose et de morphallaxis peut varier de façon considérable, à un tel point que l'une des 2 catégories de processus peut s'effacer presque totalement devant l'autre.

2. — La même variation peut se rencontrer chez le même animal, aux différents niveaux d'un même appendice.

Cette remarque n'a jamais été faite chez des Arthropodes.

2. — *Synthèse des études macroscopique et histologique.*

Il m'a paru intéressant d'établir sous forme de tableau (tableau AG) un parallèle entre les manifestations macroscopiques et les principales étapes dans l'évolution des processus histologiques, au cours de la régénération.

Dans ce tableau, j'ai indiqué, pour les espèces étudiées, les temps moyens relatifs à ces différentes étapes.

J'attirerai l'attention sur les points suivants :

1. — En ce qui concerne *L. serratus*, la première période dite de cicatrisation peut être définie de façon beaucoup plus précise : elle se termine lorsque l'hypoderme sous-cicatriciel est entièrement constitué ; la seconde période commence, en effet, avec l'apparition des premières mitoses. Ainsi, cette première période est, en réalité, plus courte que ne pouvait le faire supposer l'étude macroscopique. Cette dernière étude ne permet pas, en effet, de saisir les premiers phénomènes régénérateurs qui ne produisent aucune manifestation externe.

2. — Les seuils critiques de différenciation des régénérats définis au cours de l'étude macroscopique, correspondent manifestement à des étapes très précises de l'évolution des processus histologiques :

a) Pour les amputations faites entre le coxopodite et le basipodite, j'ai distingué un seuil critique de différenciation tel que, si une mue intervient, le blastème en voie de formation sous la cicatrice donne un bourgeon accrescent. Ce seuil coïncide, de toute évidence, avec la fin de la cicatrisation, c'est-à-dire, correspond au moment où l'hypoderme cicatriciel est entièrement constitué. L'expérimentation m'a fait situer ce seuil aux environs du 4^e jour ; l'étude microscopique montre que c'est également au bout de ce temps que se place la fin de la cicatrisation.

b) La seconde et la troisième périodes, qui correspondent à la différenciation et à la croissance du régénérat soit externe, soit interne, ont été délimitées également (à tous les niveaux depuis le plan de moindre résistance jusqu'à l'extrémité distale) par un seuil critique de différenciation, tel que, si une mue

intervient, le bourgeon externe (ou le régénérat latent) libère la miniature de la partie amputée. Les études chronologiques macroscopique et microscopique ont montré que ces seuils se placent, dans tous les cas, au moment précis de l'organogénèse où les fibrilles musculaires deviennent sidérophiles et manifestement striées, et où, dans l'hypoderme, les tonofibrilles et les glandes tégumentaires sont nettement différenciées.

3. — Tandis qu'au plan de moindre résistance, chez *L. serratus*, les premières mitoses apparaissent immédiatement après que l'étalement de l'hypoderme cicatriciel est achevé, il n'en est pas ainsi aux autres niveaux où l'on constate une période de repos entre la fin de la cicatrisation et le début de la régénération. BORDAGE (1916), chez les Phasmes, a également remarqué que :

"Après que l'hypoderme est venu tapisser la face interne de la production cicatricielle et que, dans cette région terminale, il s'est épaissi notablement en multipliant ses cellules, il se produit un stade de repos qui dure jusqu'aux approches de la période de jeûne et de demi-immobilité venant directement avant la mue".

Chez *A. nitescens* et *C. crangon*, au plan d'autotomie ou de moindre résistance, il n'y a pas non plus de période de repos.

4. — L'examen des temps relatifs aux différentes étapes, chez les trois espèces, fait ressortir la rapidité relative de la cicatrisation et de la régénération chez *A. nitescens*.

CONCLUSIONS

Les résultats des recherches dont je viens de faire l'exposé ont été résumés à la fin des différents chapitres de ce mémoire. Je les reprendrai rapidement, ici, sans m'embarrasser, cette fois, de détails descriptifs.

Comme je l'ai dit dans l'introduction, avant de soumettre mon matériel d'étude à des expériences de régénération, il convenait, tout d'abord, de préciser certains caractères essentiels de la biologie des Crustacés *Natantia*, tels que : fréquence des mues, croissance, influence des parasites, etc. Ces chapitres font l'objet de la première partie de ce mémoire, la seconde ne traite que des processus régénérateurs.

PREMIÈRE PARTIE

FRÉQUENCE DES MUES

J'ai observé un nombre considérable d'individus de toutes tailles appartenant à différentes espèces de Crustacés *Natantia* (*Leander serratus*, *Leander squilla*, *Crangon crangon*, *Athanas nitescens*, *Hippolyte varians*, *Spirontocaris cranchi*) afin d'étudier leurs mues successives. Ces observations, répétées au cours de plusieurs étés, m'ont permis d'établir la fréquence des mues, tout au moins pour les mois de juin, juillet, août, septembre et octobre. Les résultats ont été consignés dans les différents tableaux B, C, D, E, F, G. Ces données numériques permettent de conclure que :

1. — L'intervalle de temps séparant deux mues successives augmente à la fin de la saison d'été. L'augmentation est proportionnelle à l'écart de temps séparant deux mues au début de l'été.

2. — A des époques comparables, l'intervalle de temps séparant deux mues consécutives augmente avec la taille, c'est-à-dire, avec l'âge des animaux.

3. — En captivité, dans les conditions que j'ai définies, la fréquence des mues est sensiblement la même que dans la nature.

4. — Dans certains cas : incubation, inanition, traumatismes très importants, etc., la fréquence des mues peut subir des perturbations.

5. — En ce qui concerne les femelles ovigères, la mue est prolongée de façon à ce que la durée de l'intermue coïncide avec la durée du développement embryonnaire des larves.

CROISSANCE

Mes résultats, à ce sujet, diffèrent notablement de ceux qui ont été obtenus chez les autres Arthropodes. Une croissance aussi minime à chaque mue était à prévoir chez des Crustacés qui muent aussi fréquemment que le font les Crevettes.

Les tableaux H, I, J et K contiennent les mensurations que j'ai effectuées, soit sur des animaux qui ont mué immédiatement après leur capture, soit sur des animaux élevés en aquarium. De l'étude comparative de ces chiffres, on peut conclure que :

1. — Le taux de croissance des Crustacés *Natantia* est inférieur à celui qui a été observé chez les autres Arthropodes.

2. — Le taux de croissance diminue de plus en plus après que la Crevette a atteint la maturité sexuelle.

3. — La loi de croissance n'est pas une progression géométrique.

4. — Le taux de croissance est considérablement réduit par la vie en aquarium. La perturbation apportée est telle qu'elle rend impossible l'étude de la croissance normale d'un individu au cours de plusieurs mues successives.

5. — Le taux de croissance, toutes choses égales d'ailleurs, varie en raison directe de l'intervalle de temps séparant deux mues consécutives.

6. — La mue n'est pas un phénomène étroitement lié à la croissance. Dans certains cas (mues de reproduction, état d'inanition, etc.), la mue s'effectue sans qu'il y ait accroissement de taille.

DURÉE DE VIE DES CREVETTES

En s'appuyant sur les différents résultats obtenus, notamment au cours de l'étude de la fréquence des mues et de la croissance, il m'a été possible d'évaluer la durée de vie de certaines espèces de Crevettes (*Leander serratus*, *Leander squilla*, *Crangon crangon*).

En général, les femelles vivent trois années, elles meurent au cours de leur quatrième année. Les mâles, au contraire, vivent deux ans et ne terminent pas leur troisième année d'existence.

INFLUENCE DE CERTAINS PARASITES

A. — J'ai eu l'occasion d'observer un grand nombre de *Leander serratus* parasités par le Bopyrien *Bopyrus Fougerouxii*. J'ai pu constater que :

1. — Le parasitisme externe des Bopyriens chez les Décapodes *Natantia* n'inhibe aucunement la mue, même lorsque le parasite est adulte. La fréquence des mues est sensiblement la même que celle des individus indemnes.

2. — La croissance des *Leander* porteurs de Bopyriens est normale.

B. — La capture de deux *Leander serratus* parasités par le *Nectonema agile*, m'a permis d'étudier l'influence de ce parasite interne sur l'hôte :

1. — La fréquence des mues n'est nullement influencée.

2. — La croissance d'un *Leander* hébergeant un *Nectonema* qui a atteint sa forme imaginale est sensiblement atténuée.

DEUXIÈME PARTIE

LA RÉGÉNÉRATION

A. — *Morphologie et étude macroscopique du régénérat.*

J'ai étudié expérimentalement les processus régénérateurs sur les pattes locomotrices et principalement sur les chélipèdes (grosses pinces) des trois espèces suivantes : *Leander serratus*, *Athanas nitescens* et *Crangon crangon*.

L'étude que j'ai entreprise a été faite par rapport à la mue des animaux. A cette fin, les amputations ont été exécutées soit quelques heures après la mue, soit, au contraire, à des temps variables, mais définis par rapport à la mue.

Les amputations ont été pratiquées à différents niveaux, depuis l'insertion de l'appendice jusqu'à l'extrémité distale.

Pour les trois espèces précitées, j'ai obtenu des régénérats à tous les niveaux de section, excepté en ce qui concerne les grosses pinces des *Leander* (2^e paire de péréiopodes) et des *Athanas* (1^{re} paire) pour les niveaux compris entre le plan de moindre résistance et la limite distale du carpopodite.

Leander serratus.

1. — Il se forme toujours un bourgeon accrescent, même sans intervention d'une mue, lorsque les ablations sont effectuées au plan de moindre résistance et à n'importe quel niveau de l'ischiopodite et du méropodite.

2. — Pour les amputations basales, opérées depuis l'insertion du péréopode sur le corps, jusqu'au plan de moindre résistance, les processus régénérateurs s'effectuent à l'abri de la cuticule cicatricielle. Un bourgeon accrescent n'apparaît, à l'extérieur, que lorsque la membrane cicatricielle tombe, lors d'une mue.

3. — A la suite des sections effectuées au delà du méropodite (carpopodite, propodite, dactylopodite), il n'y a jamais formation d'un bourgeon accrescent.

4. — En opérant ces diverses espèces d'ablations, à des moments de plus en plus éloignés d'une mue, j'ai pu mettre en évidence qu'il existe, au cours de l'évolution du régénérat, une étape de différenciation morphologique telle que si l'animal mue :

a) Le bourgeon externe fait place à la miniature de la partie de patte perdue (sections au plan de moindre résistance et dans les deux articles qui suivent : ischiopodite et méropodite).

b) Le blastème en voie de développement sous la cuticule cicatricielle donne un bourgeon accrescent (sections basales depuis l'insertion jusqu'au plan de moindre résistance).

c) Le régénérat qui évolue sous la cicatrice fait place d'emblée à la miniature de la partie distale amputée (sections concernant les trois derniers articles).

5. — Cette étape dans l'évolution des processus régénérateurs, qui correspond à une différenciation morphologique suffisante pour que la mue libère un régénérat bien plus évolué [a) un bourgeon externe devenant un appendice miniature — b) un blastème en formation sous la cuticule cicatricielle donnant un bourgeon — c) un régénérat latent donnant d'emblée la miniature de la partie enlevée], je l'ai appelée dans les trois cas : "*seuil critique de différenciation*".

J'ai pu déterminer exactement ce seuil pour quelques niveaux d'amputation :

a) Le seuil critique de différenciation des bourgeons formés au plan de moindre résistance se place entre le 8^e et le 11^e jour, pour des *Leander* de 25 à 50 mm. A partir de ce moment, on obtient toujours, en cas de mue, la miniature de la partie amputée.

b) Le seuil critique de différenciation du blastème, pour les ablations exécutées entre le coxopodite et le basipodite, se place au 4^e jour qui suit l'amputation. Si la mue survient après le 4^e jour, on a toujours un bourgeon de plus en plus évolué et qui continue à croître. Dans ce cas, la miniature des articles amputés n'est mise au jour qu'à la mue suivante.

c) Pour le chélipède de la 2^e paire, sectionné entre le carpopodite et le propodite, la mue fait apparaître la miniature de la partie amputée entre le 14^e et le 15^e jour qui suit l'amputation.

6. — Dans un seul cas, j'ai obtenu un régénérat anormal. Il consiste en une duplication du doigt fixe de la pince. Cette anomalie s'est considérablement atténuée à la mue suivante.

Athanas nitescens.

1. — Le bourgeon qui apparaît au plan de moindre résistance se différencie beaucoup plus rapidement que chez *Leander serratus*.

2. — En opérant des amputations au plan de moindre résistance, à des temps de plus en plus éloignés d'une mue, j'ai pu saisir le moment critique où le bourgeon atteint une différenciation suffisante pour libérer un appendice miniature en cas de mue. Chez cette espèce, le *seuil critique* est rapidement atteint, il se place à la fin du premier tiers de l'intervalle de temps séparant deux mues consécutives.

Crangon crangon.

1. — A aucun niveau, même pas au plan de moindre résistance, il n'y a apparition d'un bourgeon à la suite d'une amputation pratiquée quelques heures après une mue. C'est là un mode de régénération très particulier des appendices locomoteurs. Il est très différent de celui que l'on observe chez toutes les autres Crevettes étudiées. Les espèces telles que *Leander serratus*, *Leander squilla*, *Athanas nitescens*, *Hippolyte varians*, *Spirontocaris cranchi*, présentent le mode de régénération des Crustacés Macroures, chez lesquels il se forme toujours un bourgeon accrescent qui se développe en extension. Le mode de régénération des *Crangon* ne se compare pas non plus à celui des Crustacés Brachyours. Chez ces derniers, le régénérat se développe à l'abri d'une poche chitineuse extensible, à l'intérieur de laquelle il pousse avec ses articles repliés.

Cette découverte montre combien il faut être prudent lorsque l'on induit une loi, à partir d'un petit nombre d'espèces observées dans un groupe.

2. — Des amputations effectuées à la mue, au plan de moindre résistance ou à un autre niveau, donnent, d'emblée, à la mue suivante, la miniature de la partie amputée. Si les amputations sont effectuées à des temps variables par rapport à une mue, il y a également, dans l'évolution du régénérat en voie de formation sous la cuticule cicatricielle, une étape de différenciation telle

que la mue provoque l'apparition d'une patte miniature. Pour le niveau de moindre résistance, le *seuil critique* se place à la fin du 2^e tiers de l'intervalle de temps séparant deux mues consécutives, tout comme chez *Leander serratus*.

B. — Étude de la croissance du régénérat.

1. — L'allure générale des courbes de croissance des régénérats (bourgeons obtenus au plan de moindre résistance après amputation à la mue) est rectiligne, excepté chez les individus âgés où les représentations graphiques individuelles sont des courbes en S. Lorsque les amputations ont été opérées à des temps variables par rapport à la mue, ces courbes ont une allure de courbe en S ou d'une juxtaposition de courbes en S.

2. — Chez *Leander*, l'appendice miniature libéré à la mue est sensiblement trois fois plus long que le bourgeon dont il provient (amputations au plan de moindre résistance).

3. — Le nombre de mues nécessaire à la reconstitution de la patte normale est, en général, de trois, chez les individus jeunes et d'âge moyen. Pour des exemplaires plus âgés, il faut 4 mues ou peut-être un bien plus grand nombre encore.

4. — Par l'application d'une formule donnant le *taux spécifique de régénération*

$$\rho = \frac{\text{Longueur du régénérat} \times 100}{\text{Longueur de la partie à régénérer} \times \text{temps (jours)}}$$

j'ai fait une étude comparative de l'activité régénératrice aux différents niveaux d'amputation. J'ai constaté que :

L'activité régénératrice croît depuis la base de la patte jusqu'au plan de moindre résistance ; elle décroît ensuite jusqu'à la limite distale du méropodite, puis, à ce niveau, elle se remet à croître jusqu'à l'extrémité de la patte.

5. — Les processus régénérateurs ne sont pas grandement influencés par l'ablation répétée d'un même appendice, tout au moins durant trois régénérations successives.

6. — En comparant les valeurs des constantes d'équilibre de la croissance normale des différents périopodes aux taux spécifiques de régénération, on voit que ces valeurs se distribuent de la même façon le long de l'axe antéro-postérieur de la Crevette.

7. — L'amputation simultanée de deux, trois et quatre périopodes, ne diminue pas l'activité régénératrice à ces niveaux. Mais l'amputation simultanée des 5 périopodes consécutifs amène un fléchissement de l'activité régénératrice

le long de l'axe antéro-postérieur de la Crevette. Si plusieurs paires ou toutes les paires de pattes ont été supprimées, la réédification de ces appendices a lieu, mais il n'est plus possible de retrouver la même répartition du taux spécifique de régénération.

8. — Le taux spécifique de régénération diminue avec l'âge de l'organisme.

9. — S'il y a un ralentissement dans les processus régénérateurs quelques jours avant la mue des Crevettes, il n'y a pas de période d'inactivité complète.

10. — La restauration d'un ou de deux péréiopodes provoque une légère diminution dans la durée de l'intermue.

11. — L'activité régénératrice, chez les Crevettes, se ralentit sous l'action du jeûne.

ÉTUDE HISTOLOGIQUE

Je me suis efforcée de rechercher à quel degré de différenciation histologique correspondent les différentes étapes que j'ai précisées au cours du développement macroscopique, ainsi que les *seuils critiques de différenciation* que j'ai définis pour des amputations opérées à différents niveaux d'un même appendice. D'autre part, j'ai établi un parallèle entre l'évolution des régénérats chez *L. serratus* et *C. crangon*.

L'examen des coupes m'a permis également de préciser la structure de la zone de moindre résistance.

1. — L'anatomie de la région du plan de moindre résistance diffère d'une espèce de Crevette à l'autre. Elle est assez simple, mais elle ne ressemble pas à celle qui a été décrite chez les autres Crustacés.

2. — La cicatrisation s'accompagne notamment de la formation de lacunes sous-cicatricielles et de phénomènes de rejet des cellules. Ces derniers ont souvent été confondus avec le percement de la cicatrice par le régénérat en voie de formation.

3. — L'étalement de l'hypoderme sous-cicatriciel ne s'effectue pas de la même façon chez *L. serratus* et *C. crangon*.

4. — Les processus de cicatrisation et de régénération sont semblables à tous les niveaux d'amputation d'un même appendice. Les seules différences que l'on peut noter sont relatives à la chronologie des phénomènes. L'étalement de l'hypoderme demande plus de temps aux niveaux d'amputation autres que celui du plan de moindre résistance ; les caryocinèses, également, apparaissent moins rapidement. Ensuite, plus on se rapproche de

l'extrémité distale de la patte, plus les lacunes sous-cicatricielles sont importantes. Le décollement de l'hypoderme du moignon est également plus important aux autres niveaux qu'au plan de moindre résistance.

En synthétisant les résultats des études macroscopique et histologique, après avoir effectué une comparaison entre les phénomènes chez les différentes espèces étudiées, j'ai pu mettre en évidence que :

5. — A un même niveau d'amputation, chez deux espèces différentes, la part relative des phénomènes d'épimorphose et de morphallaxis peut varier de façon considérable, à un tel point que l'une des deux catégories de processus peut s'effacer presque totalement devant l'autre.

Chez une même espèce et dans un même appendice le rôle joué par ces deux phénomènes varie également avec le niveau d'amputation.

6. — Les seuils critiques de différenciation des régénérats, définis au cours de l'étude macroscopique, correspondent à des étapes très précises dans l'évolution des processus histologiques.

a) Pour les amputations pratiquées à la limite distale du coxopodite, j'ai distingué un seuil critique de différenciation tel que, si une mue intervient, le blastème en voie de formation sous la cicatrice donne un bourgeon accrescent. Ce seuil coïncide, de toute évidence, avec la fin de la cicatrisation, c'est-à-dire, correspond au moment où l'hypoderme cicatriciel est entièrement constitué. L'expérimentation m'a fait situer ce seuil aux environs du 4^e jour et l'étude microscopique montre que c'est également au bout de ce temps que se place la fin de la cicatrisation.

b) Les seconde et troisième périodes qui correspondent à la différenciation et à la croissance du régénérat soit externe, soit interne, ont été délimitées également (à tous les niveaux depuis le plan de moindre résistance jusqu'à l'extrémité distale) par un seuil de différenciation tel que, si une mue intervient, le bourgeon externe (ou le régénérat latent) libère une miniature de la partie amputée. Les études chronologiques macroscopique et microscopique ont montré que ces seuils se placent, dans tous les cas, au moment précis de l'organogénèse où les fibrilles musculaires deviennent sidérophiles et manifestement striées et où, dans l'hypoderme les tonofibrilles et les glandes tégumentaires sont nettement différenciées.

7. — Tandis qu'au plan de moindre résistance, chez *L. serratus*, les premières mitoses apparaissent immédiatement après que l'étalement de l'hypoderme cicatriciel est achevé, il n'en n'est pas ainsi aux autres niveaux où l'on constate une période de repos entre la fin de la cicatrisation et le début de la régénération.

Index bibliographique

1928. ABELOOS (M.). — Sur la régénération aux dépens de tissus régénérés. (*C. R. de la Soc. de Biol.*, t. XCVIII, p. 1129).
1931. — Observations sur l'autotomie et la régénération des pinces chez le Crabe *Carcinus maenas* Pen. (*Bull. Soc. Linn. de Normandie*, 8^e s., t. IV, p. 56).
1932. — Sur quelques anomalies des pinces de *Carcinus maenas* Pen. (*Bull. Soc. Linn. de Normandie*, 8^e s., t. V, p. 15).
1932. — Hyperrégénérations dans les articles distaux des pinces de *Portunus puber* L. (*Bull. Soc. Zool. France*, t. LVII, p. 175).
1932. — La régénération et les problèmes de la morphogénèse. (*Coll. des Actualités Biologiques*, Paris).
1933. — Sur les relations entre la mue et le pouvoir régénérateur chez le Crabe *Carcinus maenas* Penn. (*C. R. de la Soc. de Biol.*, t. CXII, p. 1613).
1933. — Sur la régénération des pattes chez les Coléoptères *Timarcha violaceanigra* de Gerr. (*C. R. de la Soc. de Biol.*, t. CXIII, p. 17).
1930. ACAR (W. E.). — A statistical study of regeneration in two species of Crustacea. (*Journ. Exp. Biol.*, t. VII, p. 349).
1890. ANDREWS (E. A.). — Autotomy in the Crab. (*Am. Nat.*, t. XXIV, p. 138).
1909. APPELLÖF (A.). — Untersuchungen über den Hummer (*Homarus vulgaris*) mit besonderer Berücksichtigung seines Auftretens an den norwegischen Küsten. (*Bergens Mus. Skr. N. R.*, t. I, p. 79).
1926. AUDIGÉ (P.). — Un nouveau cas de dystrophie d'une patte ravisseuse de *Portunus puber* L. (*Bull. Soc. Linn. de Normandie*, 7^e s., t. IX, p. 136).
1778. BADIER (DE). — Sur la reproduction des pattes des Crabes. (*Observations sur la Physique...*, de ROZIER, t. XI, p. 33).
1900. BATESON (W.). — On a case of homoeosis in a Crustacean of the genus *Asellus*. (*Proc. Zool. Soc. of London*, 1900, p. 268).
1931. BENAZZI (M.). — Manifestazioni quantitative della rigenerazione negli Insetti. (*Riv. di Biologia*, t. XI, p. 625).
1896. BETHE (A.). — Über ein *Carcinus maenas* mit einem rechten Schreit beine an der linken Seite des Abdomens. (*Arch. f. Entw. Mech.*, t. III, p. 301).
1927. BODENHEIMER (F. S.). — Über Regelmässigkeiten in dem Wachstum von Insekten. — Das Längenwachstum. (*Deutsche Ent. Zeitschr.*, p. 33).
1902. BOHN (G.). — Les mécanismes respiratoires chez les Crustacés décapodes. (*Bull. Soc., Fr. Belg.*, t. XXXVI, p. 178).
1928. BONNET (P.). — Note préliminaire sur les phénomènes de la mue, de l'autotomie et de la régénération chez les Aranéides. (*C. R. de la Soc. de Biol.*, t. XCIX, p. 1711).
1900. BONNIER (J.). — Contribution à l'étude des Epicarides : les *Bopyridae*. (*Trav. Stat. Zool. de Wimereux*, VIII).

1897. BORDAGE (E.). — Sur la régénération tétramérique du tarse des Phasmides. (*C. R. Acad. Sc.*, t. CXXIV, p. 1536).
1898. — Sur le mode probable de la soudure fémoro-trochantérique chez les Arthropodes. (*C. R. de la Soc. de Biol.*, t. L, p. 839).
1898. — Sur les localisations des surfaces de régénération chez les Phasmides. (*C. R. de la Soc. de Biol.*, t. L, p. 837).
1899. — Etude de la régénération chez les Crustacés décapodes. (*Bull. Mus. Hist. Nat. Paris*, t. V, p. 378).
1905. — Recherches anatomiques et biologiques sur l'autotomie et la régénération chez divers Arthropodes. (*Bull. Sc., Fr. Belg.*, t. XXXIX, p. 307).
1909. — Sur la régénération hypotypique des chélipèdes chez *Atya serrata* (*C. R. Acad. Sc.*, t. CXLVIII, p. 47).
1915. — Phénomènes histolytiques observés pendant la régénération des appendices chez certains Orthoptères. (*C. R. Acad. Sc.*, t. CLXI, p. 155).
1916. — Phénomènes histologiques de la régénération des appendices autotomisés chez les Orthoptères pentamères. (*Bull. Sc., Fr. Belg.*, t. XLIX, p. 199).
1898. BRINDLEY (H. H.). — On certain characters of reproduced appendages in Arthropoda, particularly in the *Blattidae*. (*Proc. Zool. Soc. of London*, p. 924).
1887. BROOKS (W. K.). — Stomatopoda in the Voyage of H. M. S. Challenger. (*Zoology*, XVI).
1935. BUSSON (Y.). — Origine des muscles et des glandes dans la régénération de la pince chez le Bernard l'Ermite. (*C. R. de la Soc. de Biol.*, t. CXVIII, p. 322).
1935. — Observations sur l'autotomie et la régénération de la pince chez le Bernard l'Ermite. (*Travaux Station biol. Roscoff*, Fasc. 13, p. 133).
1926. CAMERON (J. A.). — Regeneration in *Scutigera forceps*. (*J. exp. Zool.*, t. XLVI, p. 169).
1926. CAROLI (E.). — La muta nei Caridei Infestati da Bopiridi. (*Quindicesima Assemblea del Convegno del l'Unione Zool. Ital. in Bologna*, p. 70).
1900. CAULLERY (M.) et MESNIL (F.). — Sur le rôle des phagocytes dans la dégénérescence des muscles chez les Crustacés. (*C. R. de la Soc. de Biol.*, t. LII, p. 9).
1926. CAULLERY (M.). — A propos d'appendices montrueux de Crustacés rentrant dans les hyperrégénérations triples. (*Bull. Soc. Zool. France*, t. LI, p. 54).
1870. CHANTRAN (M. S.). — Observations sur l'histoire naturelle de l'Écrevisse. (*C. R. Acad. Sc.*, t. XXI, p. 43).
1838. COUCH (J.). — Bemerkungen über den Häutungsprocess des Krebse und Kraben. (*Arch. f. Entw. Mech.*, p. 337).
1921. CUÉNOT (L.). — Sur les différents modes de régénération des antennes chez le Phasme, *Carausius morosus*. (*C. R. Acad. Sc.*, t. CLXXII, p. 1009).
1925. DANINI (E. S.). — Beiträge zur vergleichenden Histologie des Bindegewebes und des Blutes. III. Über die entzündliche Bindegewebsneubildung beim Flusskrebs. (*Zeitsch. f. mikr. anat. Forsch.*, t. III, p. 558).
1928. — Untersuchungen über die regenerative Eigenschaften des Hautepithels. (*Zeitsch. f. mikr. anat. Forsch.*, t. XII, p. 507).
1933. DAWES (B.). — Gradients of normal and regenerative growth in the Pistol-Crab, *Alpheus dentipes*. (*Arch. f. Entw. Mech.*, t. CXXX, p. 649).
1934. — A study of normal and regenerative growth in the Pistol-Crab, *Alpheus*

- dentipes* (Guer.) with special reference to the phenomenon of chela reversal. (*Arch. f. Entw. Mech.*, t. CXXXI, p. 543).
1933. DEAN (L. M.). — The relative growth of parts in *Leander serratus* and *Palaemon rudis*. (*Proc. R. Phys. Soc. Edinburgh*, t. XXII, p. 123).
1921. DELPHY (J.). — Pincés anormales de Crabes. (*Bull. Soc. Zool. France*, t. XXXXVI, p. 156).
1936. DRACH (P.). — L'eau absorbée au cours de l'exuviation, donnée fondamentale pour l'étude physiologique de la mue. Définitions et déterminations quantitatives. (*C. R. Acad. Sc.*, t. CCII, p. 1817).
1907. DRZEWINA (A.). — Sur la prétendue autotomie psychique. (*C. R. de la Soc. de Biol.*, t. II, p. 63).
1890. DYAR (H. G.). — The number of moults of Lepidopterous Larvae. (*Psyche*, t. V, p. 420).
1890. EHRENBAUM (E.). — Zur Naturgeschichte von *Crangon vulgaris*. (*Sonderb. zu den Mitt. der Sektion f. Küsten und Hochseefisch, Berlin*).
1930. ELMHIRST (R.). — Notes on the growth of Lobsters. (*Interdepart. Commit. on Crabs and Lobsters*, p. 82).
1904. EMMEL (V. E.). — The regeneration of lost parts in the Lobster. (*35 th. ann. rep. Comm. Inland Fish. Rhode Island*, p. 81).
1906. — Torsion and other transitional phenomena in the regeneration of the cheliped of the Lobster. (*J. Exp. Zool.*, t. III, p. 603).
1906. — The relation of regeneration to the molting process in the Lobster. (*36 th. ann. Rep. Comm. Inland Fish. Rhode Island*, p. 258).
1907. — Regeneration and the question of symmetry in the big claws of the Lobster. (*Science, N. S.*, t. XXVI, p. 83).
1907. — Regenerated and abnormal appendages in the Lobsters. (*37 th. ann. Rep. Comm. Inland Fish. Rhode Island*, p. 99).
1907. — Relations between regeneration, the degree of injury, and moulting in young Lobsters. (*Science N. S.*, t. XXV, p. 785).
1908. — Experimental studies of regeneration. (*Boston Med. Surg. Journ.*, t. CLVIII, p. 587).
1908. — The experimental control of asymmetry at different stages in the development of the Lobster. (*J. exper. Zool.*, t. V, p. 471).
1910. — A study of the differentiation of tissues in the regenerating Crustacean limb (*Amer. Journ. Anat.*, t. X, p. 109).
1935. FAGE (L.). — Remarques sur la mue des Crustacés. (*Arch. du Museum, Paris*, t. XII, p. 363).
1882. FRÉDÉRICQ (L.). — Amputation des pattes par mouvement réflexe chez le Crabe. (*Amer. J. Anat.*, t. X, p. 109).
1886. — L'autotomie. (*Rev. scient.*, t. XII, p. 613).
1887. GIARD (A.). — La castration parasitaire et son influence sur les caractères extérieurs du sexe mâle chez les Crustacés décapodes. (*Bull. scient.*, t. XVIII, p. 1).
1888. — Sur la castration parasitaire chez les Eucyphotes des genres *Palaemon* et *Hippolyte*. (*C. R. Acad. Sc.*, t. CVI, p. 304).
1897. — Sur les régénérations hypotypiques. (*C. R. de la Soc. de Biol.* t. IV, p. 315).

1844. GOODSIR (H.). — A short account of the mode of reproduction of lost parts in the Crustacea. (*Ann. and Mag. Nat. Hist.*, t. XIII, p. 67).
1908. GRAVIER (Ch.). — Sur la régénération des antennes chez le *Palaemon olfersi* Wiegmann. (*Ann. Sc. nat. Zool.*, t. IX, p. 123).
1920. — La résistance au jeûne chez le Crabe enragé. (*Bull. Mus. Hist. Nat.*, t. XXVI, p. 623).
1924. GURNEY (R.). — The larval development of some British Prawns (*Palaemonidae*). — I. *Palaemonetes varians*. (*Proc. Zool. Soc.*, Part. I, p. 297).
1924. — The larval development of some British Prawns (*Palaemonidae*). — II. *Leander longirostris* and *Leander squilla*. (*Proc. Zool. Soc.*, Part IV, p. 961).
1907. HASEMAN (J.). — The direction of differentiation in regenerating Crustacean appendages. (*Arch. f. Entw. Mech.*, t. XXIV, p. 617).
1907. — The reversal of the direction of differentiation in the chelipeds of the Hermit-Crab. (*Arch. f. Entw. Mech.*, t. XXIV, p. 663).
1930. HAVINGA (B.). — Der Granat (*Crangon vulgaris* fabr.) in den holländischen Gewässern. (*Journ. du Conseil*, t. V, p. 57).
- 1896 à 1916. HERBST (C.). — Ueber die regeneration von antennenähnlichen Organen an Stelle von Augen. (*Arch. f. Entw. Mech.*, t. II (1896) — t. IX (1899) — t. XIII (1901) — t. XXX (1910) — t. XXXXII (1916)).
1895. HERRICK (F. H.). — The american Lobster : a study of its habits and development. (*Bull. U. S. Fish. Comm.*, t. XV).
1901. HÜBNER (O.). — Neue Versuche aus dem Gebieten der Regeneration und ihre Beziehungen zu Anpassungserscheinungen. (*Zool. Jahrb. Syst. Abt.*, t. XV, p. 461).
1932. HUXLEY (J. S.). — Problems of "Relative Growth". (London, Methuen).
1936. HUXLEY (J. S.) et TEISSIER (G.). — Terminologie et notation dans la description de la croissance relative. (*C. R. de la Soc. de Biol.*, t. CXXI, p. 934).
1910. ISSEL (R.). Ricerche intorno alla morfologia dei Crostacei Decapodi. (*Archivio Zoologico*, t. IV, p. 335).
1928. JANDA (W.). — Sur un cas particulier d'hétéromorphose et sur quelques formations aberrantes artificielles chez *Criodrilus lacuum*. (*C. R. de la Soc. de Biol.*, t. XCVIII, p. 1042).
1907. KLINTZ (J. H.). — Versuche über das geringe Regenerationsvermögen des Cyclopiden. (*Arch. f. Entw. Mech.*, t. XXV, p. 125).
1927. KORSCHOLT (E.). — Regeneration und Transplantation. (Vol. I, Berlin, Borntraeger).
1932. LEBOUR (M.). — The larvae of the Plymouth Caridea. — III. The larval stages of *Spiontoctaris cranchii* (Leach). (*Proc. Zool. Soc. of London*, t. I, p. 131).
1932. — The larval stages of the Plymouth Caridea. — IV. The Alpheidae. (*Proc. Zool. Soc. of London*, t. I, p. 163).
1925. LEGENDRE (R.). — Malformation de la pince d'un Crabe Tourteau. (*Soc. Zool. France*, t. L, p. 225).
1931. LE ROUX (M. L.). — a) Castration parasitaire et caractères sexuels secondaires chez les Gammariens. (*C. R. Acad. Sc.*, t. CLXXXXII, p. 889).
- b) La castration expérimentale des femelles de Gammariens et sa répercussion sur l'évolution des oostégites. (*C. R. Acad. Sc.*, t. CLXXXXIII, p. 885).
1933. — Recherches sur la sexualité des Gammariens. (*Bull. Biol. Fr. Belg.*, Supplément au Bull. XVI, p. 1).

1895. LOEB (J.). — Bemerkungen über Regeneration. Über die Regeneration des Rumpfes bei Pantopoden. — Zur Theorie des Regenerationserscheinungen. (*Arch. f. Entw. Mech.*, t. II, p. 250).
1898. LÖNNBERG (E.). — Some biological and anatomical facts concerning *Parastacus*. (*Zool. Anzeiger*, t. XXI, p. 352).
1929. LÜBBERT (H.) et EHRENBAUM (E.). — Handbuch der Seefischerei Nordeuropas. (*B. Havinga, Krebse und Weichtiere*, Band III, Heft 2).
1926. MACKAY (D. A.). — Rate of growth of young Lobsters. (*Science*, p. 257).
1929. — Larval and Postlarval Lobsters. (*Amer. Naturalist*, t. LXIII, p. 160).
1929. MAPELLI (P.). — La rigenerazione delle fibre muscolari striate nell' *Astacus saxatilis*. (*Atti Soc. It. Sc. Nat. Milano*, t. LXVIII, p. 121).
1918. MEEK (A.). — On the Crustacea. (*Report Dove Marine Lab.*, p. 19).
1910. MÉGUSAR (F.). — Regeneration des Rang, Schreit, Sprungsbeine bei der Aufzucht von Orthopteren. (*Arch. f. Entw. Mech.*, t. XXIX, p. 146).
1931. MILLOT (J.). — Cicatrisation et Régénération. (*Coll. Armand Colin*, N° 141, Paris).
1864. MILNE EDWARDS (H.). — Sur un cas de transformation du pédoncule oculaire en une antenne observé chez une Langouste. (*C. R. Acad. Sc.*, t. LIX, p. 710).
1913. MOORE (B.) et HERDMAN (G.). — The nutrition and metabolism of marine Animals. — The effects in the Lobster of prolonged abstention from food in captivity. (*22^d Rep. Lancashire Sea-Fish*, p. 321).
1898. MORGAN (T. H.). — Regeneration and liability to injury. (*Zool. Bull.*, t. I, p. 287).
1895. — Modifications in antennae of Arthropods. (*Quat. Journ. of Microsc. Sc.*, t. XXXVII, p. 435).
1900. — Further experiments in the regeneration of the appendages of the Hermit-Crab. (*Anat. Anzeiger*, t. XVII, p. 1).
1901. — Regeneration (*Columbia Biologic. series, Macmillan, New-York*).
1902. — Regeneration of the appendages of the Hermit-Crab and Crayfish. (*Anat. Anzeiger*, t. XX et XXVII, p. 23 et 598).
1906. — The physiology of regeneration. (*Journ. Exper. Zool.*, t. III, p. 457).
1923. — Development of assymetrie in the fiddler-Crab. (*Amer. Nat.*, t. LVII, p. 289).
1897. MORTENSEN (Th.). — Undersogelser over vor almindelige rejes (*Palaemon fabricii* Rthk.), biologi og udviklingshistorie; Kopenhagen.
1884. MÜLLER (F.). — Haeckel's biogenet Grundgesetze bei der Neubildung verlorener Glieder (*Kosmos, Leipzig*, t. VIII, p. 388).
1932. NOUVEL (L.). — Les caractères sexuels secondaires de l'abdomen des Crustacés Natantia. (*Bull. Museum Paris*, t. IV, p. 407).
1933. — Sur la croissance et la fréquence des mues chez les Crustacés décapodes Natantia. (*Bull. Soc. Zool. France*, t. LVIII, p. 71).
1933. — Sur la mue des *Leander serratus* parasités par *Bopyrus Fougerouxii*. (*C. R. Acad. Sc.*, t. 196, p. 811).
1934. — Le pouvoir régénérateur chez les Crevettes. Relations avec la mue et existence d'un seuil critique de différenciation du régénérat. (*C. R. Acad. Sc.*, t. 198, p. 611).
1934. — Observations statistiques et biométriques sur *Leander serratus* (Penn.) et *Lysmata seticaudata* Risso. (*Bull. Inst. Océanogr. Monaco*, N° 642).

1936. NOUVEL (L.). — Sur un mode de régénération des appendices locomoteurs, particulier aux *Crangon*. (C. R. Acad. Sc., t. CCII, p. 584)
1934. NOUVEL (H. et L.). — Sur deux Crevettes parasitées par un *Nectonema*. Évolution des parasites. Influence sur l'hôte. (Bull. Soc. Zool. France, t. LIX, p. 516).
1935. — Observations sur la biologie d'une Crevette : *Athanas nitescens* Leach. (Bull. Inst. Océanogr. Monaco, No 685).
1907. NUSBAUM (J.). — Kleiner Beitrag zur atavistischen Regeneration der Scheren beim Flusskrebse. (Arch. f. Entw. Mech., t. XXIV, p. 124).
1906. OST (J.). — Ein weiterer Beitrag zur Regeneration der Antennen bei *Oniscus murarius* (Zool. Anzeiger, t. XXX, p. 130).
1906. — Zur Kenntnis der Regeneration der Extremitäten bei den Arthropoden. (Arch. f. Entw. Mech., t. XXII, p. 289).
1915. PAUL (J. H.). — Some new points on autotomy among the decapod Crustacea. (Rep. Dove Marine Lab., p. 44).
1915. — Regeneration of the legs of decapod Crustacea from the performed breaking plane. (Proc. R. Soc. Edinburgh, t. XXXV, p. 78).
1915. — A comparative study of the reflexes of autotomy in decapod Crustacea. (Proc. R. Soc. Edinburgh, t. XXXV, p. 232).
1916. PAUL (J. H.) et SHARPE (J. S.). — Studies in calcium metabolism I. The deposition of lime salts in the integument of decapod Crustacea. (Journ. of Physiol., t. L. p. 183).
1907. PEARSON (J.). — Memoir on Cancer — The edible Crab. (Lancashire Sea Fish Lab., No XVI, Liverpool, p. 198).
1923. PÉREZ (Ch.). — a) Sur la mue des Crustacés décapodes parasités par des Epicarides. (C. R. Acad. Sc., t. CLXXVI, p. 1763).
b) Sur la castration des Crustacés décapodes parasités par des Epicarides. (C. R. Acad. Sc., t. CLXXVI, p. 1934).
1927. — Sur le parasitisme protélien du *Nectonema*. (C. R. Acad. Sc., t. CLXXXV, p. 226).
1928. — Trifurcation du doigt fixe de la pince chez un Crabe. (Bull. Soc. Zool. France, t. LIII, p. 293).
1929. — Régénération de la pince chez un Porcellane, après amputation de l'extrémité distale de l'ischiopodite. (Bull. Soc. Zool. France, t. LIV, p. 369).
1932. — Forme des bourgeons de régénération des appendices thoraciques chez quelques Crustacés Décapodes. (Livre du Centenaire de la Soc. Entomologique de France, p. 473).
1934. — Non spécificité du parasitisme du *Nectonema agile* Verrill. (Bull. Soc. Zool. France, t. LIX, p. 522).
1935. — Une ancienne observation relative au *Nectonema*. (Bull. Soc. Zool. France, t. LX, p. 467).
1936. — TriPLICATION du doigt mobile de la pince chez un Crabe Tourteau. (Bull. Soc. Zool. France, t. LXI, p. 372).
1927. PERKINS (M.). — On regeneration of the walking legs in the Spider Crab, *Hyas araneus*. (Scot. Nat. Edinburgh, p. 123).
1907. PIÉRON (H.). — Autotomie et "Autospasie". (C. R. de la Soc. de Biol., t. LXIII, p. 425).

1896. PRZIBRAM (H.). — Regeneration bei den niederen Crustaceen. (*Zool. Anzeiger*, t. XIX, p. 424).
1899. — Die Regeneration bei den Crustaceen. (*Arb. Zool. Inst. Wien*, t. XI, p. 163).
1901. — Experimentelle Studien über Regeneration. (*Arch. f. Entw. Mech.*, t. XI, p. 221).
1902. — Experimentelle Studien über Regeneration (2^o Mittheilung : Crustaceen). (*Arch. f. Entw. Mech.*, t. XIII, p. 507).
1902. — Beobachtungen an adriatischen Hummern im Aquarium. (*Zool. Anzeiger*, t. XXV, p. 76).
1905. — Versuche und Theorien über Regeneration. (*Verh. Morph., physiol. Gesellsch. Wien*, t. XVIII, N^o 24).
1907. — Die "Scherenumkehr" bei decapoden Crustaceen. (*Arch. f. Entw. Mech.*, t. XXV, p. 266).
1907. — Automatischer Abwurf missbildeter Regenerate, bei Arthropoden. (*Arch. f. Entw. Mech.*, t. XXIII, p. 596).
1909. — Aufzucht, Farbwechsel und Regeneration der Gottesanbeterinnen (*Mantidae*). (*Arch. f. Entw. Mech.*, t. XXVII, p. 561).
1910. — Die Homoeosis bei Arthropoden. (*Arch. f. Entw. Mech.*, t. XXIX, p. 587).
1911. — Experiments on asymmetrical forms as affording a clue to the problem of bilaterality. (*Journ. Exp. Zool.*, t. X, p. 225).
1917. — Temperaturquotienten für Lebenserscheinungen der *Sphodromantis bioculata*. (*Arch. f. Entw. Mech.*, t. XLIII, p. 28).
1917. — Transitäre Scherenformen der Winker-Krabbe *Gelasimus pugnax* Smith. (*Arch. f. Entw. Mech.*, t. XLIII, p. 47).
1917. — Wachstumsmessungen an *Sphodromantis bioculata* Burm. III. Länge regenerierender und normaler Schreitbeine. (*Arch. f. Entw. Mech.*, t. XLIII, p. 1).
1919. — Tierische Regeneration als Wachstumbeschleunigung. (*Arch. f. Entw. Mech.*, t. VI, p. 1).
1921. — Die Bruchdreifachbildung im Tierreiche. (*Arch. f. Entw. Mech.*, t. XLVIII, p. 205).
1935. — Régénération et transplantation. (*Rev. gén. des Sc.*, t. XLVI, p. 693).
1907. PRZIBRAM (H.) et WERBER (E. I.). — Regenerationsversuche allgemeiner Bedeutung bei Borstenschwänzen (*Lepismatidae*). (*Arch. f. Entw. Mech.*, t. XXIII, p. 615).
1912. PRZIBRAM (H.) et MÉGUSAR (F.). — Wachstumsmessungen an *Sphodromantis bioculata* Burm. I. Länge und Masse. (*Arch. f. Entw. Mech.*, t. XXXIV, p. 689).
1907. RABES (O.). — Regeneration der Schwanzfäden bei *Apus cancriformis*. (*Zool. Anzeiger*, t. XXXI, p. 753).
1712. RÉAUMUR (R. A.). — Sur les diverses reproductions qui se font chez les Écrevisses, les Homards, les Crabes, etc., et entre autres sur celles de leurs jambes et de leurs écailles. (*C. R. Acad. Sc.*, p. 223).
1718. — Observations sur la mue des Écrevisses. (*C. R. Acad. Sc.*, p. 263).
1904. REED (M.). — The regeneration of the first leg of the Crayfish. (*Arch. f. Entw. Mech.*, t. XVIII, p. 307).

1893. RICHARD (J.). — Sur quelques cas de monstruosités observés chez les Crustacés décapodes. (*Ann. des Sc. Nat.*, t. XV, p. 99).
1906. SARS (G.). — The post-embryonal development of *Athanas nitescens* Leach. (*Arch. Math. Naturv.*, t. XXVII, p. 1).
1911. — Notes on Caridea (sexual differences-mimicry). (*Arch. Math. Naturv.*, t. XXXII, N° 9, p. 1).
1911. — Account of the post-embryonal development of *Hippolyte varians* Leach. (*Arch. Math. Naturv.*, t. XXXII, N° 7, p. 1).
1913. SCHIMKEWITSCH (W.) et DOGIEL (V.). — Über Regeneration bei Pantopoden. (*Bull. Acad. Imp. St-Pétersb.*, t. VI, p. 1147).
1932. SCHWARZ (A.). — Spülsaum aus Exuvien von Garnelen (Crangon). (*Senckenbergiana*, t. XIV, p. 428).
1932. SHOU-CHIE-YU. — On the molting and regeneration of the Crab (*Potamon denticulatus*). (*Bull. Soc. Zool. France*, t. LVII, p. 233).
1932. SMITH (W. C.). — A Lobster-rearing experiments contributing some addition to knowledge of the early life-history of *Homarus vulgaris*. (*Lancashire Sea-Fisheries Laboratory*, p. 5).
1916. SOLLAUD (E.). — Recherches sur la bionomie des "Palémonidés" des côtes de France. (*Rec. Fonds Bonaparte*, t. I, p. 69).
1919. — Influence des conditions du milieu sur les larves du *Palaemonetes varians microgenitor* Boas. (*C. R. Acad. Sc.*, t. CLXIX, p. 735).
1923. — Le développement larvaire des *Palaemoninae*. (*Bull. Biol., Fr. Belg.*, t. LVII, p. 511).
1923. — Recherches sur l'embryogénie des Crustacés décapodes de la sous-famille des "Palaemoninae". (*Bull. Biol., Fr. Belg.*, Suppl. V au t. LVII).
1907. STEELE (M. I.). — Regeneration in compound eyes of Crustacea. (*Journ. Exper. Zool.*, t. V, p. 163).
1908. STOCKARD (C. R.). — The influence of regeneration on moulting in Crustacea. (*Amer. Naturalist*, t. XLII, p. 140).
1931. TEISSIER (G.). — Recherches morphologiques et physiologiques sur la croissance des Insectes. (*Trav. Station biol. de Roscoff*, fasc. IX, p. 29).
1934. — Dysharmonies et discontinuités dans la croissance (*Actualités Scientifiques et Industrielles*, 95, Hermann, Paris).
1928. TERAOKA ARATO. — Growth of the Lobster, *Homarus americanus*. (*Proc. Soc. for Exper. Biol. and Med.*, t. XXV, p. 353).
1896. TORNIER (G.). — Über Hyperdakytie, Regeneration und Vererbung mit Experimenten. (*Arch. f. Entw. Mech.*, t. III, p. 469).
1901. TORNIER (G.). — Neues über das natürliche Entstehen und Experimentelle Erzeugen überzähligen und Zwillingsbildungen. (*Zool. Anzeiger*, t. XXV, p. 488).
1886. VARIGNY (de H.). — L'amputation réflexe des pattes chez les Crustacés. (*Rev. Sc.*, t. XI, p. 308, 379 et 701).
1882. VITZOU (A.). — Recherches sur la structure et la formation des téguments, chez les Crustacés décapodes. (*Arch. Zool. Exper.*, t. X, p. 451).
1892. WARD (H. B.). — a) - Preliminary communication on the host of *Nectonema agile* VERR. (*Proc. Amer. Acad.*, t. XIX, p. 260).

1892. WARD (H. B.). — b) - On *Nectonema agile* Verril. (*Bull. Mus. Comp. Zool. Harvard Coll.*, t. XXIII, p. 135).
1891. WATSON (J.). — On the re-development of lost limbs in the Insecta. (*The Entomologist*, t. XXIV, p. 108).
1921. WEBB (G.). — The larvae of the decapoda Macrura and Anomura of "Plymouth". (*Journ. Mar. Biol. Assoc.*, t. XII, p. 385).
1911. WEGE (W.). — Morphologische und experimentelle Studien an *Asellus aquaticus*. (*Zool. Jahrbücher*, p. 217).
1892. WEISMANN (A.). — Das Keimplasma. Eine Theorie der Vererbung. Iena.
1899. — Tatsachen und Ausgelungen in Bezug auf Regeneration. (*Anat. Anzeiger*, t. XV, p. 445).
1933. WIGGLESWORTH (V. B.). — The physiologie of the cuticle and of ecdysis in *Rhodnius prolixus*. (*Quart. Journ. Micr. Sc.*, p. 269).
1900. WILLIAMSON (H. Ch.). — Regeneration in the Crab. (*Ann. Report Fish Board Scotland*, part. 13).
1903. WILSON (Ed. B.). — Notes on the reversal asymmetry in the regeneration of the chelae in *Alpheus heterochelis*. (*Biol. Bull.*, t. IV, p. 197).
1896. WIREN (A.). — Über die Selbstverstümmelung bei *Carcinus maenas*. (*Festschrift f. Lilljeborg Zool. Studier*, p. 301).
1932. WOOD (F. D.) et WOOD (H. E.). — Autotomy in decapod Crustacea. (*Journ. Exper. Zool.*, t. LXII, p. 1).
1930. WRIGHT (F. S.). — Report on an investigation into the size, sex and condition of Crabs in England and Wales. (*Rep. on Crabs of the interdepartmental Committee*, London, p. 13).
1932. YONGE (C. M.). — On the nature and permeability of chitine. I. The chitine lining the foregut of decapod Crustacea and the function of the tegumental glands. (*Proc. Roy. Soc. London*, t. DCCLXXII, p. 298).
1927. ZALPETER (H.). — The isotency of generally homologous parts of the body. Investigations upon the homeosis phenomen in the Crayfish. (*Arch. f. Entw. Mech.*, t. CLX, p. 772).
1905. ZELENY (Ch.). — The relation of the degree of injury to the rate of regeneration. (*Journ. Exp. Zool.*, t. II, p. 347).
1909. — Some experiments on the effect of age upon the rate of regeneration. (*Journ. Exp. Zool.*, t. VII, p. 56).
1909. — The relation between degree of injury and regeneration. Additional observations and general discussion. (*Journ. Exp. Zool.*, t. VII, p. 513).
1909. — The effect of successive removal upon the rate of regeneration. (*Journ. Exp. Zool.*, t. VII, p. 477).
1907. ZUELZER (M.). — Über den Einfluss der Regeneration auf die Wachstumsgeschwindigkeit von *Asellus aquaticus* L. (*Arch. f. Entw. Mech.*, t. XXV, p. 361).
-

DEUXIÈME THÈSE

PROPOSITION DONNÉE PAR LA FACULTÉ :

L'organe de Jacobson.

Vu et approuvé :

Paris, le 1^{er} décembre 1936.

Le Doyen de la Faculté des Sciences,

CH. MAURAIN.

Vu et permis d'imprimer :

Le Recteur de l'Académie de Paris,

S. CHARLÉTY.

PLANCHÉ I.

Leander serratus.

- Fig. I. — La région du plan de moindre résistance dans le 2^e périopode (grosse pince). Les flèches indiquent les points de la chitine où la rupture se produit. La coupe intéresse les 2 nerfs et l'artère principale (au-dessus de la flèche de gauche). On remarque également les mailles du tissu conjonctif. On n'y voit aucune trace de *lamina*. (Gr. : 43).
- Fig. II à IX. — Amputation du 2^e périopode (grosse pince) au plan de moindre résistance, quelques heures après la mue.
- Fig. II. — État de la cicatrice 1/2 h. après la section. Début de l'accumulation des globules sanguins. Le nerf principal occupe une grande partie de la coupe ; le vaisseau principal est bien visible à sa gauche. Tandis qu'il y a un léger coagulum sur le reste de la section, la surface lésée du nerf est toujours à nu. (Gr. : 38).
- Fig. III. — État de la cicatrice 2 h. 1/2 après la section. Le bouchon cicatriciel est déjà bien constitué mais l'extrémité des 2 nerfs est seulement recouverte d'un léger coagulum contenant quelques globules sanguins. (Gr. : 38).
- Fig. IV. — Cicatrice 10 h. après la section. La membrane cicatricielle est crevée et une partie du bouchon cicatriciel a été éjectée et s'est étalée à sa surface. (Gr. : 38).
- Fig. V. — La membrane cicatricielle et la lacune cicatricielle sous-jacente 13 h. après l'amputation. (Gr. : 360).
- Fig. VI. — Formation de la lacune sous-cicatricielle 12 h. après l'amputation. La lacune est bien visible à gauche du moignon, au-dessous de la membrane cicatricielle. (Gr. : 43).
- Fig. VII. — 15 h. 1/2 après l'amputation. Formation accidentelle de plusieurs lacunes sous-cicatricielles ; l'une d'entre-elles qui apparaît en gris contient du sang artériel. (Gr. : 38).
- Fig. VIII. — 19 h. après l'amputation. Aspect des cellules hypodermiques voisines du bord de la cicatrice. (Gr. : 170).
- Fig. IX. — 21 h. après l'amputation. Aspect de cellules éjectées en voie de dégénérescence. (Gr. : 43).
-

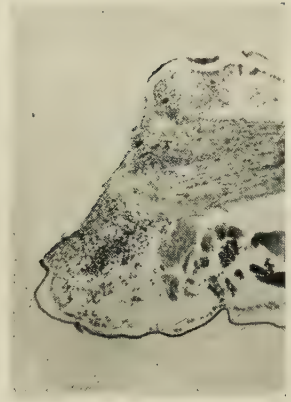
PLANCHE 1.



I



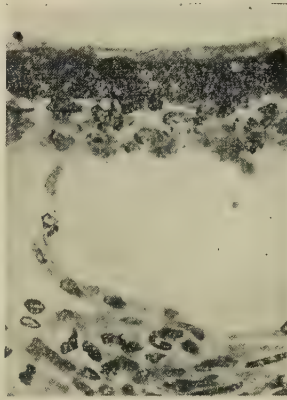
II



III



IV



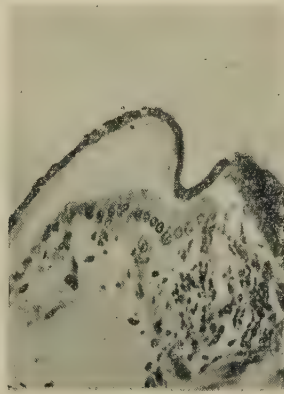
V



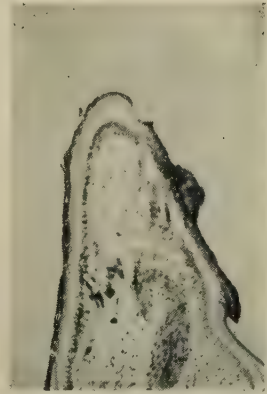
VI



VII



VIII



IX

PLANCHE 2.

Leander serratus.

Fig. X à XV. — Amputation du 2^e péréiopode au plan de moindre résistance, quelques heures après la mue.

Fig. X. — 36 h. après l'amputation. L'hypoderme entièrement constitué se distingue sous l'aspect d'une bande grise au-dessous de la membrane cicatricielle. On voit que cet hypoderme néoformé est beaucoup plus épais que l'hypoderme des parois du moignon. (Gr. : 29).

Fig. XI. — Aspect de l'hypoderme cicatriciel 84 h. après l'amputation. On y remarque de nombreuses cellules en voie de division caryocinétique près de la surface chitinogène ; les axes des fuseaux de division sont parallèles à cette surface. Remarquer également l'aspect très particulier des noyaux hypodermiques : ces noyaux sont relativement clairs et la chromatine est groupée soit en une bande transversale équatoriale, soit en 2 amas polaires. Les noyaux ont toujours cet aspect, chez toutes les espèces de Crevettes étudiées et dans tous les endroits intéressés par la cicatrisation ou la régénération. (Gr. : 400).

Fig. XII. — État du régénérat 4 jours après l'amputation (petit bourgeon hémisphérique). (Gr. : 40).

Fig. XIII. — Régénérat 5 jours après l'amputation. La fente de la pince et la limite des articles sont déjà dessinés. Dans cette fig. comme dans la précédente, remarquer la chambre annulaire à l'extrémité distale du moignon. (Gr. : 43).

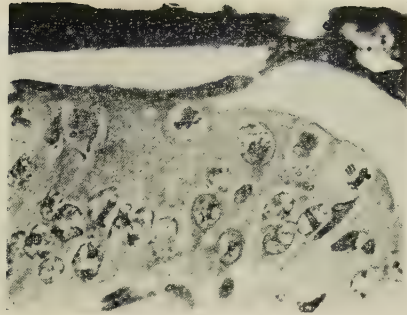
Fig. XIV. — Apparition des myofibrilles à l'intérieur des myoblastes (10 jours après l'amputation). Les myofibrilles ne sont pas encore striées. (Gr. : 360).

Fig. XV. — État de la différenciation des myofibrilles et des tonofibrilles 12 jours après l'amputation. (Gr. : 360).

Comparer les fig. XIV et XV : la première correspond à la veille du jour où le seuil critique de différenciation est atteint ; pour la seconde, le seuil de différenciation est légèrement dépassé.



X



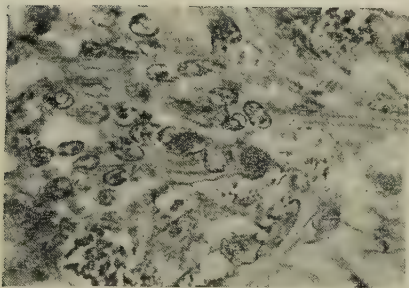
XI



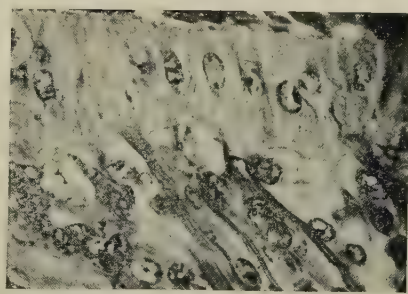
XII



XIII



XIV



XV

PLANCHE 3.

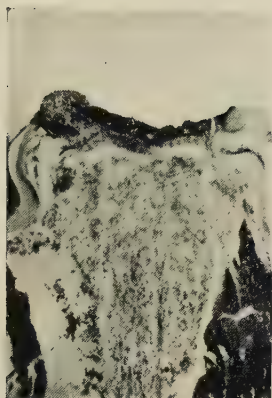
Fig. XVI à XIX : *Leander serratus*.

- Fig. XVI. — Amputation à l'extrémité distale du coxopodite, à la mue. État de la cicatrisation au bout de 48 h. La lacune sous-cicatricielle est presque entièrement constituée. La membrane cicatricielle très épaisse est crevée et il s'est produit une éjection. Ce stade est comparable à celui de la fig. VI de la Pl. 1. (= Plan de moindre résistance, 12 h. 1/2 après amputation). (Gr. : 40).
- Fig. XVII. — Amputation à l'extrémité distale de l'ischiopodite, lors d'une mue. Aspect de l'extrémité du moignon 24 h. après la section. Remarquer la très grande lacune sous-cicatricielle. (Gr. : 43).
- Fig. XVIII. — Amputation à l'extrémité distale de l'ischiopodite, à la mue. Bourgeon de 12 jours. Son état de différenciation est à peu près comparable à celui du bourgeon de la fig. XIII (Plan de moindre résistance, 5 jours après amputation). (Gr. : 43).
- Fig. XIX. — Bourgeon de 14 jours. Type de bourgeon ayant dépassé le seuil critique de différenciation. Remarquer l'importance de la chambre annulaire à la base du bourgeon. (Gr. : 32).

Fig. XX à XXII : *Crangon crangon*.

- Fig. XX. — Région du plan de moindre résistance dans le 1^{er} péréiopode (grosse pince). Les flèches indiquent les points de la chitine où la rupture se produit le plus souvent. Remarquer la *lamina* à l'intérieur du sinus principal (au niveau de la flèche de droite). (Gr. : 43).
- Fig. XXI et XXII. — Amputation à la mue, au plan de moindre résistance.
- Fig. XXI. — 1 h. après l'amputation. La *lamina* fixée d'un côté au nerf est repliée à angle droit et appliquée de l'autre côté contre l'hypoderme de la paroi du moignon. On voit qu'ainsi elle oblitère le sinus principal. (Gr. : 43).
- Fig. XXII. — 3 h. après l'amputation. Constitution du bouchon cicatriciel dont les cellules externes sont déjà en voie de dégénérescence. Le bouchon englobe une partie de la *lamina*, l'autre partie pend librement dans le sinus sanguin. (Gr. : 43).
-

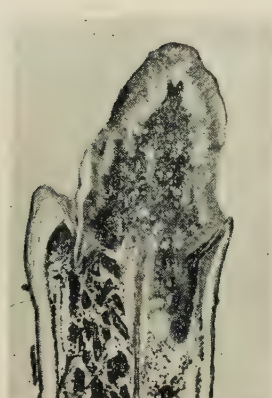
PLANCHE 3.



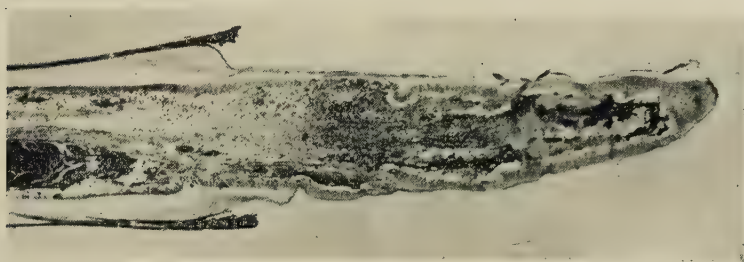
XVI



XVII



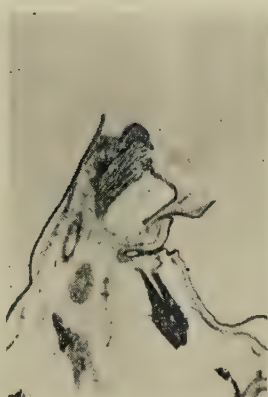
XVIII



XIX



XX



XXI



XXII

PLANCHE 4.

Crangon crangon.

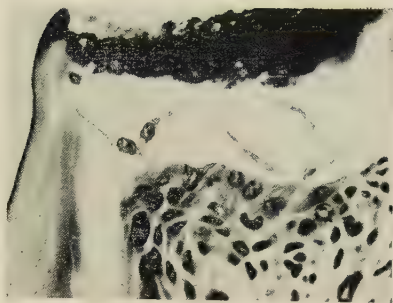
Amputation à la mue, au plan de moindre résistance.

- Fig. XXIII. — 6 h. après l'amputation. Début de la formation de la lacune sous-cicatricielle. (Gr. : 40).
- Fig. XXIV. — 23 h. après l'amputation. Début de la formation de l'hypoderme cicatriciel. Les cellules se déplacent individuellement. (Gr. : 360).
- Fig. XXV. — 48 h. après l'amputation. Le nouvel hypoderme est entièrement étalé sauf à l'extrémité du nerf. (Gr. : 170).
- Fig. XXVI. — L'hypoderme cicatriciel, 55 h. après l'amputation. On remarque une importante immigration de cellules sanguines ; les unes dégénèrent (noyaux picnotiques), les autres ont, au contraire, un noyau presque aussi gros que ceux des cellules hypodermiques, mais beaucoup plus chromatique. (Gr. : 420).
- Fig. XXVII. — 4 jours après l'amputation. L'hypoderme de la partie restante de l'appendice est entièrement décollé de la chitine jusqu'à la base du moignon. (Gr. : 38).
- Fig. XXVIII. — 9 jours après l'amputation. Bourgeon ayant dépassé le seuil critique de différenciation. Comparer ce bourgeon interne au bourgeon externe accrescent de *Leander serratus* de la fig. XIX, Pl. 3. Ces 2 bourgeons sont comparables au point de vue différenciation. (Gr. : 29).
-

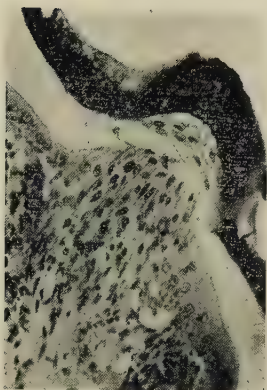
PLANCHE 4.



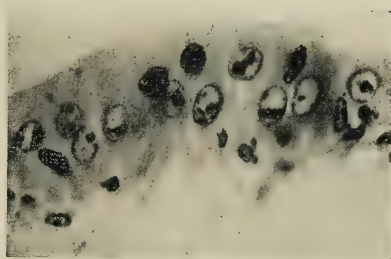
XXIII



XXIV



XXV



XXVI



XXVII



XXVIII

